

68e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. VIII. Nos 1, 2, 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII. — Nos 1, 2, 3.



PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1898-99

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en avril 1899.

Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1898

LA VARIATION DANS LA GREFFE

ET L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

Par M. L. DANIEL.

INTRODUCTION

La greffe a été comparée par Théophraste (1) au bouturage. Cette comparaison est encore adoptée par ceux qui examinent superficiellement les choses, par les compilateurs en particulier.

Cependant, bien que les deux opérations présentent plus d'un point commun, elles sont fort différentes.

Lorsque l'on greffe, en effet, on sépare bien, comme dans le bouturage, une partie déterminée d'un végétal vivant (cette partie, c'est le greffon) pour l'implanter dans un autre végétal vivant (appelé sujet ou porte-greffe), comme on implante dans le sol le petit fragment qui constitue la bouture.

Mais là s'arrête l'analogie, comme il me sera facile de le démontrer.

La bouture qui *reprend* produit de toutes pièces un appareil absorbant nouveau à l'aide duquel elle puisera désormais directement ses aliments dans le sol où on l'a fixée.

(1) Théophraste, *De causis plantarum* et *De Plantis*.

Elle restera ainsi une plante *autonome*, ayant ses appareils propres et coordonnés de façon à fournir, dans le milieu le plus favorable, le maximum de rendement biologique, au mieux des intérêts de la conservation de l'espèce ou de la variété à laquelle elle appartient.

La plante bouturée ne porte ainsi en elle-même aucune cause de variation qui n'existait pas dans la plante mère. Elle ne pourra donc varier autrement que sous l'influence du milieu extérieur et en particulier de la nutrition générale, suivant la composition de l'air et celle du sol plus ou moins riche où elle se trouve.

Voyons maintenant s'il en est de même pour le sujet et le greffon, obligés de vivre associés par l'intervention du greffeur.

Le greffon, dès qu'il est en place, est obligé de puiser ses aliments dans le sol par l'intermédiaire de son sujet; il devient alors en quelque sorte une *plante parasite*, comme l'a remarqué Duhamel du Monceau (1). Bien que la comparaison ne soit pas encore complètement exacte, il n'en est pas moins vrai que *la nutrition générale du greffon dépendra à la fois du milieu extérieur* comme pour la bouture, et, de plus, *des relations qui existeront entre lui et son support* comme dans la plante parasite.

Or, pour quiconque a pu observer les variations produites par le milieu (2) et celles qu'entraîne souvent le parasitisme, ces relations du sujet et du greffon devront amener dans les deux associés des modifications plus ou moins profondes.

En effet, le greffon, une fois implanté sur son sujet, n'a plus d'appareil absorbant propre; il est obligé, pour vivre, de

(1) Duhamel du Monceau, *Physique des arbres* et Mémoires divers insérés dans les Comptes Rendus de l'Académie des sciences, 1728-1760.

(2) Consulter les nombreux travaux de M. Gaston Bonnier sur les plantes alpines, sur l'influence de la lumière électrique sur les plantes, etc., ceux de M. Dufour sur l'influence de l'éclairement, de M. Lhôtelier sur l'influence de l'état hygrométrique; de M. Dassonville sur l'influence des sels, de M. Géneau de Lamarlière sur les Ombellifères, et en général les travaux du laboratoire de M. Bonnier, parus dans la *Revue générale de Botanique*.

se servir désormais du sujet comme intermédiaire entre lui et le sol.

Le sujet devra puiser la sève brute sous la direction du greffon. Quand ce sujet ne possède aucune partie verte, c'est le greffon qui régit seul la fonction ; quand le sujet possède de la chlorophylle, il partage avec le greffon la direction de l'absorption.

On conçoit que le greffon, obligé de se servir d'appareils le plus souvent différents des siens comme structure ou qualité osmotique, ne soit plus le maître de choisir dans le sol les substances qui lui sont indispensables ou simplement utiles. Il ne pourra refuser celles qui lui seront nuisibles, pas plus qu'il ne pourra régler aussi strictement la proportion des aliments que lui fournira son sujet.

Ainsi l'eau, ce véhicule essentiel des substances solubles, dont l'abondance ou l'insuffisance ont des conséquences si opposées pour le développement de la plante, pourra être mesurée avec parcimonie au greffon par un sujet à vaisseaux moins nombreux ou de calibre plus petit, grâce aussi au bourrelet de la greffe. Ou bien, plus rarement, elle lui arrivera en excès parce que ce même greffon sera placé sur un sujet à structure inverse de la précédente.

Les conditions extérieures, les âges relatifs du sujet et du greffon influent considérablement aussi sur les relations des deux plantes au point de vue de l'ascension de la sève brute dans le greffon.

D'autre part, le sujet reçoit pour son accroissement propre une sève élaborée plus ou moins différente de celle qu'il aurait fabriquée lui-même avec son appareil assimilateur propre, remplacé par celui du greffon. Il la recevra d'ailleurs plus ou moins riche en matériaux plastiques suivant la proportion d'eau contenue dans la sève brute arrivant au greffon.

Ainsi les deux plantes greffées sont sous la dépendance étroite l'une de l'autre : le fonctionnement du greffon est en partie lié à l'absorption du sujet, et comme celle-ci est,

en grande partie ou en entier, commandée par le greffon, le développement du sujet dépend aussi de celui du greffon.

Cela montre bien déjà que, en admettant même la constance des conditions extérieures, la situation des plantes greffées ne peut se comparer à celle de la bouture. Par le fait même de la symbiose, la nutrition générale des plantes greffées est modifiée. Ne semble-t-il pas qu'à ces changements de nutrition doivent correspondre des variations de nutrition générale tout comme il s'en produit quand le sol varie ?

Mais les changements dans les proportions d'eau contenues dans les sèves ne sont pas les seules différences qui existent entre la greffe et la bouture.

Celle-ci possède toujours ses diastases propres qui lui permettent ultérieurement d'utiliser ses réserves au moment précis voulu.

Le greffon et le sujet possèdent aussi chacun des diastases spéciales : celles du greffon ne peuvent réagir que sur ses réserves propres sans attaquer celles du sujet et réciproquement pour les diastases du sujet.

La conséquence, c'est que le greffon passera à l'état de vie active ou de vie ralentie indépendamment du sujet et *vice versa*. Cela ne manquera pas de jeter un certain trouble dans la nutrition générale des deux plantes, si cela ne finit pas par compromettre leur existence.

Mais déjà ces causes de variation dans la greffe n'appartiennent plus en entier aux *variations de nutrition générale* ; elles peuvent aussi être rangées dans la catégorie des *variations spécifiques*, puisqu'elles rentrent dans les caractères particuliers du sujet et du greffon, plus ou moins indépendants du milieu extérieur.

A ces différences avec la bouture, il faut ajouter les réactions qui pourront se passer entre les protoplasmas du sujet et du greffon, les produits des sèves élaborées différentes, lors des échanges osmotiques de cellule à cellule, produits qui seront d'autant plus différents eux-mêmes que

le sujet possédera plus de parties vertes. Dans ces réactions, ce seront évidemment les cristalloïdes qui joueront le principal rôle, à cause de leur facile osmose. Leur pénétration de cellule à cellule dépendra de la nature et de la tension du tissu cellulaire, des réactions des diastases, de la nature spécifique des plantes associées.

On conçoit que la greffe soit ainsi un admirable terrain pour amener une série de phénomènes chimiotactiques ou physico-biologiques par décomposition ou synthèse des corps variés que mettra ainsi journellement en présence le fonctionnement spécial de chaque cellule.

Dans l'état actuel de la science, il est impossible de préciser encore la nature exacte de ces phénomènes et leur processus; mais on peut affirmer que, contrairement à ce qui se passe dans la bouture ou la marcotte, la composition du protoplasma cellulaire sera, sous l'influence de ces actions diverses, modifiée dans certaines régions du sujet et du greffon, sinon dans leur ensemble.

Ceci admis, une série de questions se présentent naturellement à l'esprit.

Les variations protoplasmiques réagiront-elles ou non sur la forme extérieure de l'une ou de l'autre des deux plantes greffées ou sur les deux à la fois?

Les modifications produites seront-elles exclusivement de même ordre que les variations amenées dans les plantes normales par les changements de nutrition générale sous l'influence du milieu?

Ou bien porteront-elles aussi sur les caractères distinctifs des espèces ou des variétés associées?

Modifieront-elles quelques-uns seulement des caractères ou leur ensemble?

Seront-elles temporaires ou permanentes?

Affecteront-elles seulement les organes végétatifs, le *soma* ou corps de la plante, ou atteindront-elles aussi le *plasma germinatif*, c'est-à-dire les organes reproducteurs? En un mot, y aura-t-il ou non *hérédité des caractères acquis*,

au sens restreint du mot, dans l'acception que lui donne Weissmann (1)?

Il est du plus haut intérêt de résoudre ces diverses questions, tant au point de vue de la Biologie générale que des applications pratiques qu'elles comportent en agriculture et en horticulture.

Au premier abord, il semble que cette solution ne présente aucune difficulté puisque, pour répondre à ces questions, il suffit en somme de voir si les variations existent et, dans ce cas, de rechercher si elles sont analogues à celles qu'amènent les changements de nutrition générale ou si elles portent sur les caractères spécifiques.

Il faut croire que cette simplicité est purement apparente et bien trompeuse, car il règne encore aujourd'hui, sur ces points particuliers de la science, la plus regrettable divergence de vues chez les praticiens, les botanistes et surtout les philosophes-naturalistes (Lamarkiens et Néo-Darwiniens).

Pour quelques praticiens, de plus en plus rares, qui croient encore aux *secrets* de culture, la greffe n'est pas sortie du domaine du merveilleux. C'est une opération extraordinaire, incompréhensible, par laquelle on peut changer à *volonté* et *radicalement* toutes les espèces et leurs variétés, comme l'ont indiqué les Anciens (2). *L'influence spécifique s'exercerait ainsi constamment dans la greffe et au plus haut degré.*

Pour quelques autres praticiens et pour la plupart des savants, *l'influence spécifique n'existe jamais*, et si la greffe pouvait produire des variations, elles seraient sans importance et analogues tout au plus aux changements produits par le sol.

(1) Weissmann, *Essai sur l'hérédité et la sélection naturelle*, chap. XI; *Prétendues preuves botaniques de l'hérédité des caractères acquis.* Paris, 1892.

(2) Ils admettent volontiers, avec Virgile, que l'on greffe la Noix franche sur le triste Arbousier; les stériles platanes portent les rejetons vigoureux du Pommier; les Hêtres, ceux du Châtaignier; le Frêne blanchit sous les fleurs du Poirier, et l'on voit les porcs broyer le gland au pied de l'Ormeau (*Géorgiques*, liv. II), ou, avec les auteurs du moyen âge, que l'on peut greffer le Poirier sur le Chou, etc.

Parmi ces praticiens, je citerai au hasard Baltet et Carrière.

Baltet, qui est considéré, dans certains milieux, comme une autorité en fait de greffage, affirme, dans l'*Art de greffer* (1), que « *la greffe est l'unité fédérative, laissant aux intéressés leur autonomie* ».

E.-A. Carrière et André considèrent l'hybridation par la greffe comme impossible : « *L'admettre*, disent-ils, *serait par trop osé par les conséquences que l'on pourrait en tirer* (2) !! »

Du côté des savants, Van Tieghem (3), résumant les opinions dominantes, constate que « *la greffe est un moyen précieux de fixer et de conserver les variations introduites dans l'œuf, précisément parce que ce moyen est hors d'état d'introduire la moindre variation nouvelle.* »

En Allemagne, le Dr Vöchting (4), bien connu par ses travaux botaniques, est plus affirmatif encore, si c'est possible. Il va jusqu'à traiter de *légendes* tous les faits cités jusqu'ici et qui paraissent démontrer l'influence réciproque du sujet et du greffon. « *Dans aucun cas*, dit-il, *on n'a démontré qu'il existe des influences spécifiques entre le sujet et le greffon* ».

Weismann (5) prétend que les variations transmissibles sont toutes d'origine sexuelle ; les *variations somatiques ne sauraient être héréditaires*. D'après lui, on n'a jamais fourni

(1) Le lecteur qui parcourt cette compilation est surpris de voir son auteur, si affirmatif au début de son ouvrage, ajouter plus loin que certaines plantes modifient par la greffe leurs formes naturelles, fleurissent beaucoup plus, etc. Pour dégager, au milieu de ces contradictions, l'opinion vraie de l'auteur, il faudrait sans doute posséder ce *tact du greffeur* qui, d'après lui, doit « *suppléer à la connaissance des conditions essentielles à la réussite des greffes, que la science ne peut formuler d'une façon précise* ». Remplacer les principes de l'*analogie des sèves* d'Aristote et de Théophraste, de la *parenté* d'Adanson, les *unions harmoniques et inharmoniques* de Vöchting par le *tact du greffeur*, ce n'est certes pas banal !

(2) *Physiologie végétale* (Rev. hort., 1885, p. 554).

(3) Van Thieghem, *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 970. Paris, 1892.

(4) Vöchting, *Ueber die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des Helianthus tuberosus und Helianthus annuus* (Sitzungsber. Königl. preuss. Akad. d. Wiss. math. Phys. classe, 12 juli 1894).

(5) Weismann, *loc. cit.*

dans le domaine de la botanique un seul fait qui soit capable de prouver la transmission des caractères acquis par voie somatique, c'est-à-dire par l'influence directe du milieu sur le corps même de la plante, en dehors des éléments reproducteurs.

D'un autre côté, Bailey (1) arrive à une conclusion tout opposée en se basant sur la variation par bourgeons dans les plantes ; A. Giard, dans ses leçons à la Sorbonne, et Le Dantec (2), dans un ouvrage récent plus spécialement consacré aux animaux, soutiennent énergiquement que les caractères acquis sont héréditaires.

En somme, si on se borne à la question de la greffe végétale qui fait l'objet de ce travail, on voit que deux opinions extrêmes se sont partagé inégalement le monde des savants et des praticiens. D'un autre côté, l'affirmation absolue de la variation excessive ; de l'autre, la négation tout aussi absolue de cette variation.

Aujourd'hui, ces derniers l'emportent de beaucoup sur leurs adversaires, et si quelques auteurs ont essayé de prouver par le raisonnement ou par des expériences que sujet et greffon réagissaient l'un sur l'autre (3), ou ont soupçonné que cette influence pouvait s'étendre aux produits des deux plantes associées (4), ils n'ont soulevé qu'une regrettable indifférence.

(1) Bailey, *La plante dans la conception évolutionniste*, 1895.

(2) Le Dantec, *Évolution individuelle et hérédité*. Paris, 1898.

(3) On peut citer, parmi les exemples anciens d'influence directe, le cas fameux du *Cytisus Adami* (Voy. Y. Delage, *Structure du protoplasma et théories de l'hérédité*, 1895) ; et, à un moindre degré, la greffe du *Garrya elliptica* sur *Aucuba*, où le greffon reste grêle, se ramifie peu et porte des feuilles qui changent de forme [Carrière, *Influence du sujet sur le greffon* (Rev. hort., 1865)] ; les variations remarquées dans les Conifères sous l'influence du sujet [Briot, *De la greffe et du sujet* (Rev. hort., 1867)] ; les variations de l'*Helianthus annuus* sous l'influence du Topinambour, constatées par Maule, puis par Carrière, et contestées par Vöchting ; les divers exemples cités par M. Sahut dans plusieurs travaux intéressants sur la greffe, etc.

(4) L'influence de la greffe sur les produits du greffon a été *pressentie* par Dany (du Mans), vers 1572 ; par Jacques Boyceau, en 1639 ; par Cabanis, Knight, le comte Lelieur, Sageret et Pépin, à une époque plus récente, mais aucun de ces auteurs n'a donné à l'appui de ses indications une expé-

Ces expériences, anciennes ou récentes, ont d'ailleurs un défaut commun qui justifie jusqu'à un certain point le dédain dont elles ont été l'objet. Elles ne sont pas *comparatives*. Or, quel que soit l'intérêt d'un fait, il perd la plus grande partie de sa valeur quand on n'a pas rigoureusement précisé sa genèse.

Aussi est-ce à juste titre que les adversaires de l'influence et Weismann refusent d'en tenir compte ; rien ne prouve en effet que les variations observées soient le fait de la greffe exclusivement, qu'elles soient vraiment d'origine somatique et non d'origine sexuelle.

Dans ces conditions, il était utile de faire des recherches nouvelles, à l'abri des objections précédentes, afin de déterminer d'une façon sûre ce qu'il peut y avoir de vrai ou de faux dans les expériences anciennes, s'il y a ou non hérédité des caractères acquis dans la greffe.

Ce sont ces recherches que j'ai entreprises depuis 1890, à Château-Gontier, à Rennes et au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigé par M. Gaston Bonnier, membre de l'Institut, à qui je suis heureux d'adresser ici mes vifs remerciements pour les facilités de travail qu'il m'a procurées et pour le bienveillant intérêt qu'il a porté à mes études.

Mes expériences sont toutes rigoureusement *comparatives*. J'ai toujours eu soin, en effet, de placer à côté de mes greffes, dans les mêmes conditions de sol, de climat, de soins généraux, les plantes témoins appartenant aux variétés greffées, tant sujets que greffons, de façon à bien séparer les variations qui pouvaient être le fait du milieu extérieur et celles qui provenaient véritablement de la greffe.

Ce sont les résultats des recherches ainsi conduites et essentiellement nouvelles qui ont avant tout servi de base

rience parfaitement probante. (Voy. L. Daniel, *Histoire de la greffe depuis l'antiquité jusqu'à nos jours*, ouvrage en cours de publication dans le *Monde des plantes*, Le Mans.)

aux conclusions de mon travail. Leur authenticité est indiscutable, car elles ont été, sur ma demande, contrôlées par des personnes dignes de foi et j'ai présenté quelques-unes de mes greffes les plus typiques aux séances des Sociétés scientifiques et horticoles de Rennes, aux congrès organisés par la Société pomologique de France à Rennes (1897) et la Société nationale d'horticulture de France à Paris (1898).

On pourra donc discuter seulement l'interprétation des faits que je rapporterai, mais non les traiter de *légendes*, comme on l'a fait pour les exemples fournis par les auteurs dont j'ai brièvement indiqué les travaux.

Si l'on m'objecte, comme on me l'a fait, que les cas d'influence observés sont encore peu nombreux par rapport aux observations négatives, je ferai remarquer que l'objection est spécieuse et a été bien souvent réfutée.

Ibn-al-Awam (1), considérant les multiples circonstances qui influent sur le succès d'une greffe et prévoyant que quelques-uns de ces résultats pourraient être contestés, disait déjà au XII[e] siècle : « Si la pensée vous est venue que ces greffes sont impraticables, elles ne peuvent vous paraître telles qu'à cause du petit nombre d'essais tentés dans votre pays et du peu d'avancement de la science. Si c'est votre ignorance seule qui vous fait juger ainsi, ce n'est vraiment pas suffisant. »

Tout récemment, dans une autre branche de la science, Cope (2) démontre, par une argumentation très juste, qu'il ne faut pas abuser des *expériences négatives qui ne prouvent rien contre un fait positif bien authentique*, *fût-il unique*.

A mon avis, quand on ne réussit pas à reproduire un fait bien observé, c'est que l'on n'a pas su réaliser les conditions nécessaires à la production du phénomène cherché. C'est là le seul sens que l'on puisse attribuer aux expériences négatives en face du fait authentique, et le nombre

(1) Ibn-al-Awam, *Le livre de l'Agriculture*, chap. VIII.
(2) Cope, *The primary factors of organic Evolution*. Chicago, 1896.

de ces faits n'a qu'une importance secondaire (1), au point de vue de la théorie.

Ce travail comprendra deux parties.

La première sera consacrée à l'étude des *variations directes produites par la greffe sur les plantes greffées elles-mêmes.*

Dans la seconde, j'examinerai si les variations ainsi produites sont *héréditaires*, et *dans quelle mesure*.

(1) Autrement, il faudrait s'entendre et fixer le nombre d'expériences positives nécessaires pour donner la certitude par rapport à un nombre donné d'expériences négatives. Ce serait aussi absurde qu'arbitraire.

PREMIÈRE PARTIE

VARIATIONS DIRECTES PRODUITES PAR LA GREFFE SUR LES PLANTES GREFFÉES ELLES-MÊMES.

Ces variations peuvent être produites de deux manières bien différentes, quoiqu'il soit parfois bien difficile de distinguer celles qui proviennent de l'une ou de l'autre :

Ou elles proviennent des changements plus ou moins considérables amenés par l'opération elle-même dans la nutrition générale des plantes greffées ;

Ou bien elles sont la conséquence d'une réaction mutuelle de ces mêmes plantes que la greffe peut amener à mélanger plus ou moins leurs caractères propres.

Ces deux catégories de variations ne sont pas de simples vues de l'esprit. On verra par la suite de ce travail qu'à l'aide d'une méthode particulière de greffage, elles peuvent être en partie séparées et quelques-unes d'entre elles isolées assez facilement.

Pour plus de clarté, j'ai divisé cette première partie de mon mémoire en trois chapitres.

Dans le premier, je décrirai et j'essaierai d'expliquer les *influences de nutrition générale* que j'ai observées.

Dans le second, j'étudierai les cas d'*influence spécifique*, c'est-à-dire les transmissions directes entre le sujet et le greffon de leurs caractères particuliers d'espèce ou de variété.

Enfin, dans le troisième, j'indiquerai la *méthode* qui m'a servi à séparer partiellement les deux catégories de phénomènes.

CHAPITRE PREMIER

VARIATIONS DIRECTES DUES AUX CHANGEMENTS DE NUTRITION GÉNÉRALE CAUSÉS PAR LA GREFFE.

Dans ce chapitre, je m'occuperai d'abord des *faits*, puis j'essaierai d'en donner la *théorie*.

A. — LES FAITS.

L'influence des changements amenés par la greffe dans la nutrition générale des plantes associées peut s'exercer :

1° Sur les dimensions de l'appareil végétatif du sujet et du greffon ;

2° Sur la saveur des parties alimentaires, leur grosseur, leur constitution chimique et l'époque de leur apparition dans la plante ;

3° Sur le développement plus ou moins rapide des organes reproducteurs du greffon ;

4° Sur la résistance relative des deux plantes aux parasites et aux agents extérieurs.

Je décrirai successivement ces quatre catégories de variations.

§ I. — Variations dans les dimensions du greffon et du sujet après le greffage.

I. — Plantes herbacées.

Un grand nombre de plantes greffées diminuent de taille et restent plus naines que les témoins non opérés. D'autres acquièrent sensiblement la même taille et enfin, beaucoup plus rarement, quelques-unes deviennent plus vigoureuses après l'opération et augmentent de dimensions.

Ces faits se produisant aussi par la culture en un milieu

plus ou moins riche, il est facile de voir avec les témoins si les variations sont bien le fait de la greffe elle-même ou dues à des causes étrangères.

En supposant que la variation soit causée par la greffe, celle-ci peut agir en tant qu'opération, ou bien par les différences présentées par le sujet et le greffon.

Comment s'en rendre compte et séparer ces deux sortes d'actions? C'est en somme facile, bien qu'on n'ait jamais essayé de le faire.

On sait que deux plantes, si voisines qu'elles soient, diffèrent toujours plus ou moins, tant par leurs caractères morphologiques internes ou externes que par leurs aptitudes physiologiques.

Si l'on veut donc discerner d'une façon sûre les modifications produites par l'opération seule et celles dues à l'influence réciproque des individus associés, il faut d'une part *greffer les individus sur eux-mêmes*; d'autre part *greffer des individus de la même variété que les précédents sur des variétés et des espèces différentes*, en cultivant le tout comparativement avec les plantes de semis parmi lesquelles on a choisi les sujets et les greffons qui serviront ainsi de témoins.

C'est la méthode que j'ai suivie, sans me laisser arrêter par l'idée reçue (1) que les faits d'influence ne sauraient se manifester si le greffon et le sujet n'appartiennent au moins à des races différentes.

J'aurai donc à considérer ici :

1° La greffe d'une plante sur elle-même;

2° La greffe de plantes différentes entre elles.

1. Greffe d'une plante sur elle-même. — J'ai remarqué que les résultats de la greffe d'une plante déterminée sur elle-même varient suivant qu'il s'agit de plantes herbacées, à couches génératrices peu actives et cessant de fonctionner

(1) Y. Delage, *Structure du protoplasma et théories de l'hérédité*, p. 227, en note.

de bonne heure, ou de plantes semi-ligneuses dans lesquelles, au contraire, les couches génératrices fonctionnent pendant assez longtemps avec beaucoup d'activité et produisent des couches assez épaisses de tissus secondaires.

1er Cas. — *Plantes annuelles à tissus ligneux secondaires peu développés.* — Comme exemple de plantes de cette catégorie, je choisirai le Haricot (*Phaseolus vulgaris*), variété « Noir de Belgique », naine, assez précoce, et suffisamment résistante.

Je crois devoir rappeler le procédé qui m'a servi à réussir ce genre de greffes, considérées jusqu'ici comme impossibles, et que j'ai d'ailleurs appliqué non seulement à beaucoup d'autres plantes herbacées, mais encore aux arbres dont la radicule et la tigelle atteignent, au moment de la germination, une taille suffisante pour se prêter utilement au greffage (1). Ce procédé, c'est la greffe sur germinations, très vaguement indiquée en approche par Jacques Boyceau au XVIIe siècle et par Thouin au commencement de ce siècle.

Pour les Haricots, je sème les graines sur couches, en pots ; je greffe le septième jour environ après le semis ; cinq jours plus tard, la reprise est faite sous cloche ; il suffit d'aérer progressivement jusqu'à la mise en place définitive.

Les traces de l'opération se manifestent sous la forme d'excroissances de grosseur variable et qui finissent par constituer une sorte de bourrelet plus ou moins irrégulier suivant la perfection de l'opération.

En général, sujet et greffon paraissent ne pas trop souffrir. Cependant leur taille est modifiée plus ou moins suivant

(1) Voy. L. Daniel, *Sur la greffe des plantes en germination* (C. R. de l'Afas, Congrès de Pau, 1892). — Depuis, ce procédé a été appliqué au Muséum par M. Maxime Cornu, qui s'en est très bien trouvé et l'a recommandé dans le *Bulletin de la Société nationale d'Horticulture de France*, 1895. Plus récemment, M. Micheli s'est servi de la greffe sur germinations pour greffer le *Clianthus Dampieri*, remarquable Légumineuse qui ne peut vivre sous notre climat qu'à la condition d'être greffée sur le *Colutea fruteseens* (Archives des sciences physiques et naturelles de Genève, novembre 1898, p. 527).

l'époque du greffage et la perfection de la soudure. Les greffons restent environ moitié plus petits que les témoins; leurs feuilles sont moins nombreuses, moins développées et moins vertes. Ils ont, surtout dans les années sèches, l'aspect général des Haricots cultivés dans un sol sec ou insuffisamment fumé.

Comme, étant données les précautions prises, toutes conditions sont égales d'ailleurs entre les Haricots greffés et les témoins, sauf la greffe, c'est à cette opération qu'il faut attribuer les différences observées et non à des différences constitutionnelles.

Des variations analogues se retrouvent dans le petit Pois nain, et un bon nombre de plantes annuelles, et même vivaces, comme dans la Pomme de terre par exemple.

Cela prouve bien nettement que, dans toutes ces plantes à tissus secondaires peu développés, *le bourrelet amène à lui seul des changements de nutrition générale dans la greffe d'un même individu*, contrairement à l'opinion reçue jusqu'ici. La portion servant de greffon se comporte comme si elle était placée dans un sol sec ou pauvre en aliments.

2e Cas. — *Plantes herbacées à tissus secondaires bien développés.* — J'ai répété des expériences semblables sur les Choux cultivés (*Brassica oleracea*), qui sont des plantes semi-ligneuses.

J'ai opéré sur jeunes semis d'un mois à six semaines environ. Cette greffe est facile à réussir en prenant les précautions opératoires nécessitées par les greffes herbacées (1), en particulier quand on a soin de mettre sujet et greffon dans des atmosphères différentes, en rapport avec les

(1) Pour les détails concernant la pratique des greffes que je cite dans ce travail, consulter les divers Mémoires que j'ai publiés sur la greffe : *Recherches anatomiques et physiologiques sur la greffe* (Rev. gén. de Bot., 1894); *Applications pratiques de la greffe herbacée* (*Ibid.*, 1894); *Influence du sujet sur la postérité du greffon* (Le Monde des Plantes, 1895); *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses*, Rennes, 1896; et surtout: *Quelques considérations théoriques sur la greffe* (Bull. de la Soc. scient. de l'Ouest, 1897).

conditions biologiques si peu semblables où les place l'opération.

Le greffon et le sujet reprennent au bout de quelques semaines (ce temps varie avec la température extérieure et le milieu) leur développement interrompu après une période de souffrance. Les feuilles se mettent alors à pousser ; elles augmentent rapidement en nombre et reprennent bientôt la teinte verte des feuilles des témoins dont elles acquièrent la taille et la vigueur.

Le bourrelet, qui était très marqué au début, s'atténue au fur et à mesure de la croissance. Dans les greffes faites avec toute la perfection opératoire désirable, il finit par être à peine sensible quand vient la seconde année de développement.

C'est à la fin de la première année que la plante arrive en général à égaler la taille des témoins et à réparer le temps perdu par le fait de la cicatrisation.

Tant que les tissus secondaires n'ont pas rétabli la circulation directe, on observe des phénomènes analogues à ceux que présentait le Haricot greffé sur lui-même. Mais ceux-ci disparaissent à la longue et la plante finit par reprendre ses allures normales.

Je pourrais citer un grand nombre d'autres exemples du même genre : *Dianthus*, *Lychnis*, etc.

En un mot, on peut dire que dans la greffe d'une plante herbacée sur elle-même, *la nutrition générale sera troublée en raison inverse du fonctionnement des couches génératrices libéroligneuses au moment où l'on pratique l'opération.*

2. Greffes entre plantes appartenant à une même race, à des races, des espèces ou des genres différents. — Si l'on considère les individus fournis par un même semis de graines, que ces graines proviennent d'une même plante ou de plantes différentes de la même race, on ne tardera pas à s'apercevoir que ces individus présentent très

souvent entre eux des différences personnelles sensibles, quoiqu'ils puissent posséder les caractères essentiels de leur race.

Ces différences peuvent porter soit sur la forme extérieure, soit sur la structure interne ; mais elles peuvent aussi concerner les aptitudes fonctionnelles, de telle sorte que les divers individus pourront, dans un même milieu, atteindre des tailles variées, suivant leur énergie vitale particulière.

Quand on examine des semis de plantes appartenant à des races différentes, les caractères différentiels sont plus nombreux et plus tranchés, tant dans la forme extérieure et la structure des organes que dans leur rôle physico-biologique.

Ces différences augmentent encore quand il s'agit d'espèces d'un même genre ou de genres voisins appartenant à une même famille ou à des familles voisines.

Donc, quand ces plantes différentes seront greffées entre elles, les conditions biologiques dans lesquelles elles seront placées présenteront une complication de plus en plus marquée suivant qu'il s'agira d'une même race, de races différentes, d'espèces ou de genres différents d'une même famille ou de familles voisines. C'est ce qu'a exprimé Adanson (1) en établissant son fameux principe de la parenté botanique : *la greffe ne peut réussir qu'entre espèces d'un même genre*, principe étendu depuis *aux genres d'une même famille.*

Ce principe a-t-il vraiment la généralité que lui attribuent la plupart des auteurs qui ont écrit sur la greffe? C'est à l'expérience de se prononcer, et c'est elle qui me servira de guide dans ce qui va suivre.

a. *Greffes entre plantes de même race.* — Ici encore les résultats diffèrent suivant qu'il s'agit de plantes à couches génératrices peu actives ou de plantes à tissus secondaires bien développés.

Si l'on greffe entre eux divers échantillons du Haricot

(1) Adanson, *Familles des Plantes.* Paris, 1768.

noir de Belgique, par exemple, dont les variations individuelles sont peu importantes, on constate la formation d'un bourrelet analogue à celui qui se produit dans la greffe du Haricot sur lui-même.

Les variations de l'appareil végétatif du greffon sont aussi identiques. Je n'ai pas observé de greffons qui aient atteint la taille des témoins ; tous sont restés plus petits.

Greffons maintenant des plantes semi-ligneuses de même race, par exemple un Chou cabus de Mortagne sur un autre Chou cabus de Mortagne du même âge.

S'il s'agit de plantes choisies parmi les plus ressemblantes comme vigueur, la greffe causera au début un retard de développement ; mais, comme le démontre l'expérience, le greffon et le sujet ne tardent pas à acquérir assez rapidement la taille normale.

Choisit-on au contraire une plante vigoureuse et une plante débile dont les capacités fonctionnelles sont différentes, les résultats varient suivant le sens de la greffe, c'est-à-dire suivant que l'une des plantes considérées sera employée comme sujet ou comme greffon.

Un Chou cabus vigoureux greffé sur un sujet faible, ligneux, à vaisseaux étroits, ayant *durci* comme on dit vulgairement, croîtra plus lentement et finalement restera de taille inférieure aux témoins.

Des greffes inverses peuvent rendre un greffon durci plus vigoureux, s'il n'a pas trop souffert avant et pendant la greffe et s'il est encore apte à reprendre toute son aptitude fonctionnelle.

Donc, ici encore, et contrairement à l'opinion reçue, *la greffe entre plantes d'une même race produit des variations* qui peuvent persister dans les plantes semi-ligneuses, mais qui sont permanentes dans les plantes herbacées où les parenchymes prédominent et où le bourrelet joue par conséquent un rôle très marqué pendant toute la durée de la greffe.

L'aptitude fonctionnelle du sujet intervient dans les plantes

semi-ligneuses, concurremment avec celle du greffon. Cette action est bien moins nette dans les plantes herbacées.

b. *Greffes entre plantes appartenant à des races, des espèces ou des genres différents.* — Les réactions réciproques du sujet et du greffon vont se compliquer de plus en plus au point de vue des aptitudes fonctionnelles.

Je vais examiner ici les greffes les plus caractéristiques sous ce rapport.

α. *Greffes de Haricot noir de Belgique sur Haricot de Soissons gros et vice versa.* — Ces deux plantes appartiennent à deux races bien différentes. Tandis que la première est naine et ne dépasse pas 40 centimètres de hauteur, la seconde atteint 4^{m},50.

Le Haricot noir de Belgique sert-il de greffon, on constate qu'il reste toujours environ moitié plus petit, comme s'il s'agissait simplement de sa greffe sur lui-même. Pourtant, ici, le sujet possède une aptitude fonctionnelle bien supérieure à celle du Haricot noir de Belgique.

C'est donc le bourrelet seul qui cause encore la variation de taille du greffon.

Dans les greffes inverses, le Haricot de Soissons gros qui sert alors de greffon ne dépasse pas 2 mètres de hauteur ; il se ramifie plus que les témoins.

Ses feuilles, comme dans toutes les greffes ordinaires de Haricots, restent moins vertes, moins grandes et moins nombreuses que dans les témoins.

On peut donc conclure, de l'ensemble de ces expériences de greffe entre plantes herbacées à tissus cellulaires prédominants, que le bourrelet a pour effet de placer le greffon dans des conditions assez comparables à la végétation en sol aride, puisqu'il amène des résultats semblables.

Une application pratique de ces faits est tout indiquée. L'amateur qui possède un petit jardin et ne peut cultiver le Haricot de Soissons gros que ses dimensions rendent encom-

brant, n'aura qu'à le greffer sur Haricot nain pour le ramener à des dimensions convenables.

β. *Greffes d'Aubergine sur Tomate.* — J'ai greffé à la même époque et à plusieurs reprises des Aubergines de variétés différentes sur une même variété de Tomate, la Tomate rouge grosse hâtive.

Quand on prend l'Aubergine longue violette dont les dimensions sont égales environ à celles de la Tomate sujet et qui, comme celle-ci, exige une riche fumure, on constate que la reprise se fait facilement. L'Aubergine greffon se développe régulièrement, et au niveau de la greffe on observe un léger bourrelet formé par le sujet (fig. 3, pl. I, à droite).

Les racines de la Tomate sujet acquièrent un développement très marqué. Le greffon ne souffre pas de l'absorption, pas plus que le sujet ne manque de sève élaborée.

Si l'on greffe l'Aubergine naine hâtive sur la même variété de Tomate, on constate au début une reprise aussi bonne qu'avec la variété précédente, bien qu'il y ait une différence considérable entre leur taille.

Mais bientôt le greffon modère sa croissance ; il n'atteint pas même sa taille normale. Le sujet se développe beaucoup moins que précédemment pendant qu'il forme un bourrelet volumineux au niveau de la greffe (fig. 3, pl. I, à gauche).

Des greffes de *Solanum ovigerum*, dont la taille est intermédiaire entre les deux variétés d'Aubergine précédentes, donnent avec la même variété de Tomate des résultats intermédiaires entre les précédents.

Il est bon de remarquer que ces greffes ont été faites entre tiges jeunes et que le sujet possédait des parties vertes lui permettant d'assimiler et de grossir quelque peu en dehors de la sève élaborée par le greffon. De là, la production du bourrelet.

γ. *Greffe de Laitue sur Salsifis.* — Dans les greffes précédentes, le sujet et le greffon appartenaient à des plantes

annuelles ou à des plantes de même âge. Les résultats d'une greffe seront-ils les mêmes si l'on opère entre plantes d'âge différent ?

Pour résoudre la question, j'ai greffé comparativement la Laitue sur racine de Salsifis jeune et sur racine de Salsifis à sa deuxième année de développement. Dans le premier cas, la racine possède son maximum de capacité absorbante ; dans le second, cette capacité est très réduite, mais la racine est riche en réserves.

Avec la racine d'un jeune Salsifis comme sujet, j'ai obtenu une assez bonne reprise, malgré une forte tendance à la rupture de l'association. Le résultat de cet antagonisme, c'est de faire souffrir le greffon qui se comporte comme dans un sol sec, ne pomme pas et, après avoir fourni quelques feuilles peu développées et peu vigoureuses, monte à fleurs au moment où les témoins vont pommer. Sa taille reste notablement inférieure à la taille moyenne de la variété.

Quant au sujet, il grossit à peine et je n'ai pas observé dans ses tissus la moindre trace d'inuline, avec la greffe ordinaire (1).

J'ai essayé en vain de réussir la greffe de cette même variété de Laitue sur la racine âgée d'un Salsifis, qui possédait ses réserves, et j'ai constaté que l'inuline du sujet ne passait pas dans le greffon. Aussi, comme les capacités absorbantes de la racine âgée sont très réduites, le greffon meurt desséché faute d'aliments absorbables.

C'est un exemple fort net de l'influence de l'âge du sujet sur la réussite de certaines greffes de plantes bisannuelles où les réserves du sujet ne sont pas assimilables par le greffon et où la racine ne saurait reprendre sa faculté primitive d'absorption.

δ. *Greffes de jeunes bourgeons à fleurs de Choux.* — La capacité fonctionnelle du greffon, si elle est inférieure à

(1) Il en est autrement avec la greffe-mixte.

celle du sujet, produit une greffe défectueuse comme le montre la greffe de l'Aubergine naine hâtive sur la Tomate.

Si cette capacité vient à diminuer outre mesure, la greffe ne réussit plus. C'est ainsi qu'après avoir greffé sur diverses variétés de Choux jeunes des inflorescences atrophiées du Chou-fleur, dans lesquelles la chlorophylle manquait en grande partie ou en totalité, je n'ai jamais observé de reprise.

Mais la même greffe réussit fort bien quand l'on remplace cette branche dépourvue de capacité fonctionnelle par un rameau à fleurs qui possède quelques bractées vertes et de la chlorophylle. Ce rameau, une fois la reprise opérée, poursuit son développement comme s'il était resté sur le pied qui l'a fourni et même peut acquérir une taille plus considérable.

C'est ce que l'on peut observer très nettement dans la greffe du Chou-rave blanc sur la tige jeune du Chou de Mortagne (1).

L'âge du sujet et sa structure influent beaucoup sur la réussite de cette greffe. Avec un Chou à moelle développée et dont la taille est celle de l'adulte ou à peu près, comme le Chou cabus par exemple, la reprise est rare, car le sujet et le greffon pourrissent au niveau de la greffe.

Avec un Chou très ligneux, comme certains Choux verts, la cicatrisation est insuffisante et la greffe réussit mal.

ε. *Greffes de Chou vert sur Alliaire.* — On sait que l'Alliaire est une Crucifère bisannuelle dont la racine principale possède de nombreux bourgeons adventifs intercalés entre des mamelons radiculaires. Grâce à ces productions, la capacité fonctionnelle de la racine est très marquée.

J'ai greffé sur cette racine principale un jeune bourgeon à fleurs de Chou vert, que j'avais choisi parmi ceux dont la taille, une fois complètement développés, atteindrait sensi-

(1) Cette greffe a été figurée dans mon mémoire : *Influence du sujet sur la postérité du greffon* (Le Monde des Plantes, Le Mans, 1895).

blement celle de l'appareil assimilateur total de l'Alliaire. Cette greffe a parfaitement repris. Le greffon a acquis son développement normal et la racine sujet conserve ses dimensions ordinaires. Il n'y a pas production d'un bourrelet très étendu.

J'ai obtenu des résultats analogues avec des bourgeons à fleurs de Chou cabus (Chou de Saint-Brieuc).

Dans une autre série de greffes, au lieu de prendre pour greffons des bourgeons à fleurs, c'est-à-dire une portion restreinte, à développement limité, de l'appareil assimilateur du Chou, je me suis servi de jeunes Choux verts âgés de quatre semaines environ et je les ai implantés sur des racines d'Alliaire de même taille ou plus grosses.

La reprise s'est encore très bien faite. Le greffon reste vert ; les feuilles se développent presque comme sur les témoins, mais à la longue un fort bourrelet apparaît sur le greffon qui acquiert un diamètre plus grand que celui du sujet.

Si l'on surveille avec soin l'affranchissement, la greffe se maintient et la racine sujet prend un développement beaucoup plus considérable que si elle avait servi à assurer la nutrition de son appareil assimilateur propre. Sa taille devient presque double et son chevelu est beaucoup plus abondant.

η. *Greffes de Carthame sur Soleil annuel.* — Le Carthame (*Carthamus tinctorius*) est une plante tinctoriale annuelle qui atteint une hauteur de 60 à 80 centimètres ; elle appartient à la sous-famille des Cynarocéphales, famille des Composées.

Le Soleil (*Helianthus annuus*) est aussi une Composée, mais il rentre dans la sous-famille des Radiées ; il atteint une hauteur de 2 mètres environ.

En opérant par le procédé de la greffe sur germinations, j'ai réussi la greffe de ces deux plantes.

Bien que le Carthame fût ainsi placé sur un sujet plus vigoureux que lui, il n'a pas subi d'augmentation de taille.

Au contraire, chaque greffon est resté trois fois plus petit que les témoins ; il ne s'est pas ramifié ; ses feuilles, beaucoup moins nombreuses, étaient aussi beaucoup moins développées. L'inflorescence était formée d'un capitule unique terminal quand les témoins en possédaient plusieurs, sauf ceux qui, semés trop épais et non éclaircis, étaient restés serrés les uns contre les autres.

En un mot, l'aspect des greffons était celui des Carthames souffrant d'une forte sécheresse ou semés trop épais.

Quant au sujet, il était lui-même resté beaucoup plus petit qu'à l'ordinaire ; sa taille était sensiblement la même que celle qu'il possédait au moment du greffage.

θ. *Greffes de « Sysimbrium austriacum » sur Chou cabus.* — J'ai greffé, au début du printemps, le *Sysimbrium austriacum*, plante adventice aujourd'hui commune sur les murs de Rennes, sur un jeune Chou cabus provenant de semis d'août non mis en place et restés serrés en pépinière.

J'avais choisi comme greffons : 1° des racines munies de leurs rosettes de feuilles, appartenant à des plantes à leur deuxième année de développement ; 2° des tiges avec rosettes de feuilles provenant de plantes plus âgées.

La reprise se fait avec la plus grande difficulté. Les racines munies de leur rosette de feuilles périssent, étant moins résistantes. Plusieurs tiges greffons ont réussi à se souder au Chou, et elles ont donné quelques pousses chétives. Un bourrelet s'est formé au niveau de la greffe, malgré le peu de vitalité du greffon.

Les fleurs ont apparu à la longue et leur taille est restée très réduite. La fructification n'a pu s'effectuer complètement ; les siliques, restées très petites, sont tombées avant la maturité et les ovules ont avorté.

Cette greffe montre comme la précédente que l'âge et la résistance du greffon entrent en ligne de compte dans la réussite de certaines greffes. Elle fait voir aussi que l'habitat normal des plantes est à considérer plus que la question de

parenté. En effet, le *Sysimbrium austriacum* et le Chou sont aussi voisins que le Chou et l'Alliaire par exemple : la parenté ne peut donc être invoquée pour justifier le résultat.

Les exemples de ce genre sont d'ailleurs nombreux. Je n'ai pas réussi à greffer le *Phlox subulata* Benth. sur le *Phlox paniculata* L., espèces d'un même genre, mais d'organisation différente, etc. (1).

Les différences dans les produits des sèves élaborées peuvent enfin être la cause directe d'insuccès : tel est le cas des greffes d'*Isatis tinctoria* sur Chou cabus, où le greffon finit par corroder les tissus du sujet après une première soudure, etc.

II. — Plantes ligneuses.

Si l'on compare maintenant les résultats des greffes herbacées à ceux que fournit la greffe des plantes ligneuses, on verra que les mêmes cas se retrouvent avec quelques variantes dues à l'état ligneux.

Dans l'exposé de ces résultats, je pourrai donc suivre le même ordre que pour les greffes herbacées.

1. Greffe de la plante ligneuse sur elle-même. — Lorsqu'on greffe une plante ligneuse sur elle-même, les conséquences premières du bourrelet cicatriciel sont les mêmes que pour les plantes herbacées pendant les débuts de l'*union définitive* (2). Mais, dès que les couches génératrices

(1) Ces expériences ne signifient pas que les greffes entre plantes herbacées d'habitat différent sont impossibles. Il pourrait se faire qu'en appliquant les principes de l'acclimatation progressive, on réussisse à la longue. Il faudrait pour cela greffer entre elles des plantes de plus en plus différentes sous le rapport de l'habitat, ou se servir de greffons intermédiaires, comme on le fait pour les végétaux ligneux.

(2) L. Daniel, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses*. Rennes, 1896, in-8, 104 pages, 3 planches doubles et 17 figures dans le texte.

fonctionnent normalement, les tissus nouveaux ne tardent pas à redevenir droits, et le bourrelet n'existe quelquefois plus au bout de la première année de greffe. D'une façon générale, le bourrelet, dans la greffe bien réussie, disparaît au bout de peu d'années et la plante ne se ressent pas de l'opération à partir de ce moment.

C'est ce qui explique comment cette notion généralisée a pu faire croire que la greffe de la plante sur elle-même ne produit de variation dans aucun cas. Or, cela ne peut être vrai que pour les plantes ligneuses seulement, où la gêne produite par le bourrelet n'est point *persistante*, mais *momentanée* et de courte durée.

2. Greffes entre plantes de même race, de races, d'espèces ou de genres différents. — De même, dans ces greffes, le bourrelet cicatriciel ne saurait intervenir en tant que bourrelet s'il n'y a une différence entre les capacités fonctionnelles du sujet et du greffon. Ici, encore, c'est à l'expérience de déterminer si les variations produites seront conformes au degré de parenté botanique des espèces, et si la nature du greffon choisi, sa capacité fonctionnelle, sa différenciation, l'état du sujet, peuvent influer sur les résultats de l'opération.

J'examinerai tout d'abord les greffes ordinaires faites en prenant pour greffon des rameaux pourvus de leur géotropisme négatif, puis celles dans lesquelles on a choisi des rameaux dépourvus plus ou moins de ce géotropisme.

a. *Greffons à géotropisme négatif bien marqué.* — Il s'agit ici de la grande majorité des greffes, car dans les greffes par rameaux on prend en général des rameaux verticaux.

Parmi les greffes ligneuses de ce genre, je choisirai les exemples les plus caractéristiques que j'ai pu contrôler ou obtenir moi-même, et dont je puis, par conséquent, garantir l'exactitude.

α. *Greffe de Poirier sur franc et sur Coignassier.* — La greffe du Poirier est une des mieux connues et peut servir de type pour beaucoup d'autres greffes. Les différences qu'une même variété présente, suivant qu'elle est placée sur Coignassier ou sur franc, sont très caractéristiques.

La greffe réussit plus facilement au début sur Coignassier que sur franc. Les pousses sont plus vigoureuses que sur franc la première année, mais tandis que sur Coignassier les pousses vont en diminuant de vigueur, c'est le contraire pour le Poirier sur franc.

On constate que sur Coignassier la mise à fruit est plus rapide, que les fruits sont plus gros, plus parfumés et plus sucrés (1). Tandis que le bourrelet est en général faible ou nul avec le franc, il est très développé avec le Coignassier. Il en résulte un état de souffrance qui amène plus rapidement la mort du greffon, qui résiste moins bien aux attaques des parasites.

De même, le sujet Coignassier subit le contre-coup du changement d'appareil assimilateur. Quand il porte un greffon de Poirier, il exige un sol plus frais et plus riche que s'il n'est pas greffé, ou même que s'il est greffé avec une autre espèce de Coignassier.

Beaucoup d'arbres fruitiers se comportent d'une façon assez analogue, quand il existe les mêmes différences entre le sujet et le greffon, c'est-à-dire quand le greffon est placé sur un greffon moins vigoureux que lui (2).

β. *Greffe des Rosacées à noyau.* — Dans ces greffes, on retrouve les phénomènes précédents à propos des greffes du Pêcher sur Amandier ou sur Prunier.

Mais on observe aussi parfois des phénomènes particuliers qu'il n'est pas sans intérêt de connaître au point de vue de

(1) G. Rivière et Bailhache, *Contribution à la physiologie de la greffe* (C. R., 1er mars 1897).

(2) Consulter les articles de M. Félix Sahut dans la *Revue horticole* de 1885.

la théorie, bien qu'ils soient peu connus, à cause des mauvais résultats pratiques des greffes qui les présentent. Je veux parler de la manière bizarre dont se comportent les greffes d'Amandier, de Prunier et de Pêcher sur Cerisier, dont a parlé le premier Olivier de Serres (1).

J'ai greffé en fente, au 20 mars 1892, le Pêcher et l'Amandier sur de jeunes scions d'un an de Cerisier ordinaire (*Cerasus avium*), et le Prunier sur le Cerisier Sainte-Lucie (*Cerasus mahaleb*).

Ces greffes ont réussi dans les proportions suivantes : la totalité pour le Pêcher sur Cerisier, les trois quarts pour l'Amandier sur Pêcher, le quart seulement pour le Prunier sur Cerisier Sainte-Lucie.

Les greffes des deux premières catégories surtout étaient superbes ; leurs greffons, très développés, possédaient déjà, à la fin de juillet, de nombreuses ramifications latérales et leur vigueur faisait espérer pour eux le plus bel avenir. Les greffons étaient d'ailleurs plus beaux que ceux des greffes classiques de Pêcher sur Amandier et sur Prunier faites à la même époque et dans les mêmes conditions.

Notons que ces greffes, effectuées au laboratoire de Fontainebleau, se trouvaient placées dans un sol essentiellement sablonneux et peu fertile. L'année 1892 fut assez sèche.

A la suite de l'hiver 1892-1893, assez humide, toutes les greffes périrent, sauf les greffes ordinaires de Pêcher sur Amandier et Prunier.

En somme, ces résultats montrent bien qu'il ne faut pas se fier aux apparences de réussite d'une greffe à ses débuts. *Cette première végétation n'implique pas la durée de la greffe* (2).

Des observations analogues ont été faites, la même année, sur des greffes de Poirier sur Pommier et *vice versa*.

(1) O. de Serres, *Théâtre d'agriculture*, 1600.
(2) C'est là un résultat que l'on retrouve fréquemment dans les greffes ligneuses, mais que l'on n'a pu expliquer d'une façon satisfaisante jusqu'ici.

γ. *Greffe de Lilas sur Frêne.* — Le Lilas, qui est un arbuste, peut se greffer sur le Frêne, qui est un arbre, mais il ne vit pas longtemps. Un bourrelet se produit au profit du sujet, mais ce dernier reste plus petit que s'il n'était pas greffé.

En somme, ce cas est l'inverse du cas α. On le retrouve aussi dans la greffe du *Pavia* sur Marronnier d'Inde. Mais le greffon vit plus longtemps que le Lilas sur le Frêne.

J'ai observé très fréquemment des faits semblables aux précédents α ou γ dans la greffe du Poirier ou du Pommier à cidre (fig. 1, 3 et 5, pl. II). Quand les deux arbres associés concordent comme vigueur, il n'y a pas de bourrelet sensible : en effet, l'excroissance cicatricielle des premières années ne tarde pas à disparaître au bout d'un certain nombre d'années, comme pour le Chou, par le fonctionnement régulier des couches génératrices.

Mais quand les deux arbres sont de vigueur assez différente, on observe toujours un bourrelet plus ou moins prononcé, produit, suivant les cas, par le sujet ou par le greffon.

δ. *Greffes où le sujet, le greffon, ou les deux à la fois, acquièrent une taille plus élevée.* — Les faits d'augmentation de taille que j'ai constatés dans les greffes des plantes herbacées se retrouvent beaucoup plus fréquemment dans les plantes ligneuses.

Le Tilleul argenté est plus vigoureux après sa greffe sur Tilleul ordinaire, etc., etc.

Un des exemples les plus caractéristiques sous ce rapport m'a été fourni par les greffes d'Alisier effectuées sur Épine blanche au Jardin public de Château-Gontier (Mayenne) vers 1840.

Sous l'influence d'un seul greffon, le sujet a atteint un diamètre de 30 centimètres environ. Avec deux greffons, l'Épine sujet atteint presque 40 centimètres, quand les Épines blanches non greffées ont au maximum 15 centimètres de diamètre. Les greffons sont eux-mêmes beaucoup plus développés que s'ils étaient restés francs de pied.

Ainsi donc, dans ces greffes, le sujet et le greffon réagissent l'un sur l'autre de façon à augmenter tous les deux de taille.

ε. *Greffes d'espèces silicicoles sur espèces calcicoles et réciproquement.* — On sait qu'un certain nombre de plantes exigent pour vivre un terrain siliceux, d'autres un terrain calcaire.

On est parvenu à cultiver certains Pins, qui craignent le calcaire, en les greffant sur le Pin sylvestre. Récemment encore, M. Quintaa proposait d'utiliser la greffe du Châtaignier sur le Chêne, greffe bien connue, mais difficile à réaliser, pour donner au Châtaignier la possibilité de résister aux maladies ou de vivre dans des sols calcaires.

La culture de la Vigne française, greffée sur la Vigne américaine, a montré que les diverses Vignes américaines n'étaient point propres à servir de sujets dans tous les terrains. Il a fallu que l'expérience établît pour chaque sol et chaque greffon le sujet qui donnait les meilleurs résultats. L'on est ainsi, par sélection, parvenu à trouver les sujets qui convenaient à tel sol, telle exposition, tel climat, pour une variété déterminée de raisin. Ce sont là des faits aujourd'hui bien connus de tous (1).

η. *Greffes de plantes panachées ou dépourvues de chlorophylle.* — L'expérience démontre, pour les arbres comme pour les végétaux herbacés, que les rameaux panachés reprennent d'autant plus difficilement qu'ils ont moins de chlorophylle.

Une branche complètement blanche, comme on en trouve parfois sur divers arbres, ne reprend jamais.

(1) Consulter pour cette partie les beaux ouvrages de MM. Félix Sahut (de Montpellier) : *Les Vignes américaines, leur greffage et leur taille*, 3e édit., 1887; Viala et Ravaz : *Les Vignes américaines, adaptation, culture, greffage, pépinières.* Paris, 1896 ; Millardet, etc., etc., la *Revue de viticulture* et autres journaux viticoles.

b. *Variations du géotropisme dans la greffe des arbres.* — Il est un fait admis dans la science actuelle : c'est que toute branche dépourvue de géotropisme négatif le reprend à la suite de la greffe sur l'axe principal du sujet (1).

Ainsi le Ragouminier, qui est rampant, devient un arbre droit à la suite de sa greffe sur Prunier. Il en est à peu près de même du Cytise à feuilles sessiles greffé sur le Cytise Labour, etc.

Cependant, on sait que les arbres pleureurs conservent leur port à la suite de la greffe : il n'en serait pas ainsi si la loi était générale.

J'ai voulu voir si la nature de la branche choisie comme greffon n'avait pas quelque influence sur la production de ces phénomènes. J'ai donc fait un certain nombre de greffes en choisissant respectivement sur un même arbre des greffons dans les branches verticales à géotropisme négatif très marqué, et dans les branches horizontales ou retombantes, à géotropisme négatif faible ou nul.

Dans les Poires à cidre, j'ai opéré sur la variété dite de Sauges, que j'ai greffée sur francs aussi semblables que possible, en assurant la concordance des sèves dans tous les cas (2).

Avec les greffons pris sur les branches verticales, j'ai obtenu des pousses verticales superbes dont la figure 1 ci-dessous permet de se rendre compte. Par la suite, ces greffons donnent un arbre bien charpenté et vigoureux, se formant tout naturellement.

Avec les greffons dépourvus de géotropisme négatif, j'ai obtenu des pousses horizontales ou fortement inclinées, dont la figure 2 ci-dessous donnera l'idée. Non seulement ces branches n'avaient point reconquis le géotropisme négatif qu'elles avaient perdu, mais elles étaient parfois devenues

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

(2) L. Daniel, *Du choix des greffons dans les arbres fruitiers* (le Cidre et le Poiré, 1896). M. de Sainville, directeur de la Revue *Le Cidre et le Poiré*, a gracieusement mis à ma disposition les clichés qui accompagnaient mon article; je suis heureux de l'en remercier ici.

plus retombantes.

L'année suivante, quelques yeux se développent bien en pousses obliques, mais aucune d'elles ne reprend franchement le géotropisme négatif. On arrive cependant à modifier les caractères du greffon en lui faisant subir une taille courte qui détermine la production de gourmands semi-verticaux, mais ce procédé n'amène en général point la formation d'une charpente aussi convenable que si l'on avait employé des greffons à géotropisme négatif bien net.



Fig. 1. — Greffe de Poirier avec des greffons choisis sur les branches verticales de l'arbre étalon.

Enfin, des yeux de remplacement apparaissent abondamment sur les sujets, comme si la concordance des sèves n'existait pas.

Au lieu de greffer sur l'axe principal seul, greffons aussi sur les branches, en choisissant un arbre assez âgé, et pre-

nons pour greffons exclusivement des rameaux à géotropisme négatif très marqué. Ces greffons conserveront leur direction et donneront des pousses disposées comme sur l'axe principal : la charpente de l'arbre aura, dans ces conditions, un aspect bien différent de sa charpente normale. Jamais d'ail-



Fig. 2. — Greffe de Poirier avec des greffons choisis sur les branches horizontales de l'arbre étalon.

leurs une pareille greffe sur branches n'amènera la forme normale et le greffon ne prendra point la direction angulaire de la branche sujet.

Il faut donc, dans la greffe sur branches, choisir ses greffons en rapport avec le géotropisme des branches du sujet auxquels ils sont destinés.

Enfin, au lieu de greffer le Poirier à cidre, j'ai opéré sur les Poiriers à couteau, greffés déjà sur franc et cultivés en

pyramide (1). J'ai choisi les greffons sur les branches retombantes.

Ces greffons n'ont point reconquis le géotropisme négatif, et certains d'entre eux sont devenus plus retombants encore et ont pris presque la forme pleureuse.

Ces phénomènes sont plus accusés encore avec les variétés de Poiriers dont les branches de quatrième et de cinquième ordre affectent naturellement la forme retombante, comme par exemple le Beurré d'Amanlis.

Je citerai, en dernier lieu, la greffe du *Cotoneaster nummularius* sur le *Cotoneaster* des Alpes (fig. 2, pl. II). Cette greffe existe dans le jardin de M. Jules Aubrée (de Rennes), qui a bien voulu m'en communiquer la photographie. On sait que le *Cotoneaster nummularius* est un petit arbuste rampant à l'état naturel. M. Aubrée, en palissant et redressant le rameau principal, lui a donné une forme gracieuse, et en a fait un arbuste de grande taille à rameaux retombants, possédant un port particulier des plus curieux.

Donc, dans ce cas, le géotropisme négatif n'est point reconquis, quoique le greffon ait acquis par la greffe une vigueur inusitée (2).

Toutes les greffes que je viens de passer en revue sont des greffes en fente, où le greffon est formé par un rameau plus ou moins étendu, mais contenant une forte proportion de tissus ligneux ayant une disposition fixe, une orientation déterminée ; il n'y a donc rien d'étrange à voir les tissus nouveaux conserver cette orientation que commande jusqu'à un certain point la disposition initiale du squelette ligneux.

Lorsque, par un sectionnement court du greffon, on sup-

(1) L. Daniel, *La culture du Poirier en pyramide pleureuse* (Bull. de la Soc. horticole d'Ille-et-Vilaine, 1897).

(2) A propos du géotropisme, rappelons ici, bien qu'ils ne soient pas absolument comparables à ceux que j'ai observés, les faits curieux signalés par Carrière (*Flore des serres*, t. I, p. 165) dans les greffes du Lilas Charles X sur *Ligustrum vulgare*, et dans celles du *Caragana arborescens*. A la suite de la greffe, des branches retombantes furent émises par le sujet, mais non par le greffon. Ces branches conservèrent depuis leurs caractères et furent le point de départ de deux variétés à branches pleureuses.

prime la majeure partie de ce squelette, le tronçon restant a moins d'influence sur la direction des bourgeons, et les bourgeons adventifs reprendront la direction verticale comme le font ceux qui se développent quand on étête un arbre. Mais ce n'est pas la branche elle-même qui reprend son géotropisme négatif : ce sont les gourmands qu'elle fournit.

On conçoit que dans la greffe en écusson, où le greffon n'a point un squelette directeur aussi prononcé, on ne retrouve point les phénomènes précédents aussi marqués.

Mais il n'en est pas moins faux de dire, en thèse générale, que la greffe fait reprendre au greffon le géotropisme négatif quand il l'a perdu. Le Poirier au moins fait exception.

c. *Greffes de branches à fruits sur l'axe principal.* — La greffe des bourgeons à fruits est une opération bien connue en horticulture et pratiquée déjà du temps de Pline. Elle a pour but de placer sur les *branches* d'un arbre des bourgeons à fruits quand il en est dépourvu.

Mais on n'a point précisé ce qui se passerait si, au lieu de greffer les branches fruitières sur les branches de charpente, on les plaçait sur l'axe principal d'un jeune scion, comme on le fait pour la greffe en fente ordinaire.

J'ai greffé au laboratoire de Fontainebleau, comparativement avec les rameaux verticaux ordinaires, des dards, des brindilles et des lambourdes de Poirier sur franc et sur Pommier.

Les brindilles et les dards ont bien repris, mais les pousses ont été peu vigoureuses sur le Poirier.

A l'une des séries de greffons, on avait laissé le bourgeon terminal; il a produit trois nouveaux dards, courts, se transformant en lambourdes la deuxième année.

A l'autre, on avait supprimé le bourgeon terminal; les greffons ont donné des rameaux à entre-nœuds moitié plus courts que le greffon pris sur les rameaux verticaux à bois qui servaient de témoins.

Les lambourdes ont toutes péri, sauf une qui a produit deux pousses latérales faisant un angle de 45° environ avec la verticale : l'une de ces pousses a fourni une nouvelle lambourde, l'autre une branche à bois assez vigoureuse, poussant assez bien, (fig. 4, pl. II.) Ce résultat est analogue à ce qui se passe souvent quand on taille l'axe principal d'un jeune Poirier sur une lambourde, sans couper préalablement le bouton à fruit. C'est ce que j'ai obtenu cette année en opérant sur de jeunes scions d'un an, ayant mal poussé l'année de leur plantation et dont les bourgeons axillaires de l'axe principal s'étaient transformés en bourgeons à fruit.

Les dards de Poirier *ont mieux poussé* sur le Pommier que sur le Poirier. Mais la deuxième année, le greffon est mort dans la plupart des greffes, et les autres sont souffrants.

Il y a lieu de retenir encore, au point de vue de la théorie, cette pousse plus marquée sur un sujet présentant une différence plus grande avec le greffon.

Si l'on ajoute aux faits que je viens d'indiquer que le Coignassier reprend difficilement sur le Poirier, que les Amygdalées, comme les Pomacées, donnent des résultats, au point de vue de la greffe, très peu concordants avec la classification, etc., on verra qu'il faut absolument chercher ailleurs que dans le *principe de la parenté botanique* posé par Adanson la raison de toutes ces anomalies.

L'*analogie des sèves* d'Aristote, la *sympathie* et l'*antipathie* des plantes, et autres principes mal définis, n'expliquent pas davantage pourquoi une plante A peut se greffer sur une plante B quand la greffe inverse de B sur A est impossible.

Je montrerai dans la partie de ce Mémoire relative à la théorie quelle est la raison véritable de ces faits qui s'expliquent naturellement par des variations de nutrition générale sous l'influence de l'opération et des variations dans les conditions climatériques, le sol, etc.

§ II. — Variations produites dans la taille, la constitution chimique et la saveur des parties alimentaires des plantes greffées : racines, tiges, feuilles, fruits ou graines.

Depuis la plus haute antiquité, on a constaté que la greffe améliorait les fruits de nos vergers, qui devenaient en général plus gros et plus savoureux.

Récemment, dans une étude fort intéressante, MM. Gustave Rivière et Bailhache ont contrôlé scientifiquement quelques-unes de ces données en analysant comparativement les fruits d'une même variété de Poire greffée sur franc et sur Coignassier. Ils ont montré que ces Poires possédaient une composition chimique différente et que la richesse en sucre était plus grande dans les fruits venus sur Coignassier (1).

Cependant il est hors de doute que plusieurs fruits peuvent devenir moins bons à la suite de greffes faites sur certains sujets déterminés.

On reconnaît au goût la même variété de Poire greffée sur franc et sur Coignassier.

L'âge du sujet et sa teneur en eau ont beaucoup d'importance à cet égard, ainsi que le démontre la greffe d'une branche fructifère de Framboisier sur une pousse de l'année.

Cette branche produit, d'après le baron Tschudy, une grande quantité de fruits peu savoureux et peu parfumés, à cause de la surabondance de sève du sujet (2).

Le baron Tschudy, ayant greffé des jeunes fruits de Melons en fente herbacée sur Concombre et sur Courge, constata une diminution de taille, mais une amélioration sensible de ce fruit (3). C'est la seule expérience qui ait été tentée jus-

(1) G. Rivière et G. Bailhache, *Contribution à la physiologie de la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sc., 1er mars 1897).

(2) Cf. Thouin, art. Framboisier dans le *Nouveau Cours complet d'Agriculture* de Deterville, t. VII, p. 52.

(3) Tschudy, *Essai sur la greffe de l'herbe des plantes et des arbres*, s. d.

qu'ici, à ce point de vue, sur les plantes herbacées alimentaires. Bien qu'on ait greffé la Tomate, le Chou, etc., on ne s'est point demandé si la greffe pouvait modifier, et dans quel sens, la saveur ou la composition des parties alimentaires des plantes herbacées.

Pourtant, si les fruits de nos vergers ont une grande importance dans l'alimentation, les légumes ne leur cèdent en rien sous ce rapport. D'ailleurs, on mange aussi les fruits de diverses plantes herbacées. Il peut donc y avoir intérêt à les améliorer directement par la greffe, si cette opération venait à produire sur eux le même résultat que dans les arbres fruitiers.

Je vais examiner les effets de la greffe sur la valeur des parties alimentaires de chaque plante, d'abord quand ces parties appartiennent à l'appareil végétatif, ensuite quand il s'agit de l'appareil reproducteur.

1. Les parties alimentaires appartiennent à l'appareil végétatif. — Ces parties alimentaires sont constituées par les réserves contenues dans la tige, la racine ou les feuilles.

α. Greffes du Chou de Tours sur Chou nantais et sur Chou de Saint-Brieuc. — Ces trois variétés de Choux sont des Choux cabus de forme et de taille un peu différentes. Elles se greffent très facilement entre elles ; la cicatrisation est parfaite, si l'on opère sur jeunes plants âgés de quatre à cinq semaines environ.

On constate par la suite du développement que, dans tous les exemplaires, le greffon produit une pomme aussi compacte que celle des témoins ; mais la formation de cette pomme est moins précoce dans les greffons ; le retard est d'autant plus marqué que l'opération a été faite sur des Choux plus âgés et que la cicatrisation est plus lente.

Ces résultats démontrent bien, comme d'ailleurs les greffes de Choux de Milan, la non-généralité des observations

rapportées par Beurrier, d'après le *Gardener's Chronicle*, affirmant que le Chou greffé ne pomme pas (1).

Lorsque l'on essaye de déplier les feuilles qui forment la pomme de ces Choux greffés (fig. 3 et 4, p. 139-140), on constate qu'elles se brisent avec une bien plus grande facilité que les feuilles analogues des Choux témoins.

Les changements ne se bornent pas à cette fragilité plus grande de la feuille, qui existe aussi dans la tige. Quand on goûte comparativement les Choux cabus greffés et les témoins apprêtés de la même manière, on constate que les premiers ont perdu presque complètement leur saveur et qu'ils présentent une fadeur caractéristique.

On dirait que l'étiolement est plus complet. En tout cas, la greffe a empêché la production des matières sapides qui rendent agréables au goût les Choux témoins. La lignification est devenue moindre et les fibres ligneuses moins résistantes. Il y a certainement là un phénomène consécutif à l'absorption moindre de quelque substance minérale.

Le fait est curieux au point de vue de la théorie ; il montre aussi que la greffe de certains Choux cabus ne saurait être proposée comme un moyen d'amélioration directe de ces légumes.

β. *Greffe du Chou de Milan sur Chou-navet.* — Cette greffe est beaucoup plus délicate que les précédentes ; elle ne réussit qu'à la condition de prendre beaucoup de précautions tant dans l'opération elle-même que dans les soins ultérieurs, pendant l'union provisoire et le début même de l'union définitive.

Elle s'effectue au printemps, sur jeunes semis âgés de quatre à cinq semaines, choisis de telle façon que la racine du sujet et la tige du greffon aient au moins la même grosseur. En aucun cas, il ne faut que la tige du greffon dépasse celle du sujet.

(1) Beurrier, *Du Chou greffé* (Rev. hort., 1875).

Dans ces greffes, après la reprise définitive, on constate que le Chou de Milan donne une pomme moins dure ; les feuilles sont moins serrées, et les extérieures restent très vertes. La grosseur de la pomme est moindre que celle des témoins.

C'est au moment où la pomme apparaît que se forme aussi le tubercule du sujet, qui reste moins gros que celui des témoins. Un fait remarquable qui se retrouve dans d'autres greffes (*Helianthus annuus*), c'est l'apparition d'un chevelu très abondant sur ce tubercule.

Malgré ce chevelu et la lignification du greffon, la structure du tubercule n'est pas extrêmement modifiée ; l'union est surtout cellulaire, et, au point de vue alimentaire, le Navet greffé est aussi tendre et aussi succulent que les témoins. Son plus grand défaut, c'est de conserver quelque peu, sous forme de traînées noirâtres, les traces de la soudure plus ou moins parfaite. Au sommet, les vaisseaux ligneux contournés se terminent fréquemment par des broussins de greffe.

Apprêtés de la même manière que les témoins, les Choux de Milan greffés ont une saveur moins âcre et plus agréable au goût. Les Choux-navets ont eux-mêmes un goût plus fin que les témoins et leur saveur est intermédiaire entre celle du Chou et du Navet.

γ. *Greffe du Chou cabus sur Navet rond à collet rose.* — Des faits assez comparables aux précédents s'observent en greffant le Chou cabus sur le Navet rond à collet rose, au mois de septembre, en prenant de jeunes semis de quatre à cinq semaines.

La pomme s'obtient concurremment avec le Navet et l'on remarque des variations de saveur analogues aux précédentes.

Mais, il se passe alors un phénomène particulier que l'on peut faire rentrer, suivant le point de vue où l'on se place, dans les variations de nutrition générale ou dans les variations d'influence spécifique.

Le sujet, jeune Navet convenablement choisi dans les semis d'août, n'a pas encore formé de réserves, puisque la variété à laquelle il appartient se tuberculise normalement en octobre-novembre.

Or, tandis que les témoins ne subissent aucun dérangement dans leur fonction de réserve, les sujets ne se tuberculisent point avant l'hiver. Au mois d'avril, quand le greffon forme sa pomme, le sujet reçoit des réserves et le tubercule apparaît avec la teinte rose caractéristique de l'axe hypocotylé.

C'est donc le greffon qui commande les réserves, ce qui est tout naturel, puisque c'est lui qui élabore.

δ. *Greffe de Navets sur Choux cabus.* — Cette greffe est plus délicate encore que les précédentes et demande les plus grands soins pour réussir.

Après la reprise, on constate que le tubercule se forme à l'époque normale, abstraction faite du retard de végétation causé par la cicatrisation, mais le dépôt de réserves se fait exclusivement dans l'axe hypocotylé et dans la portion de racine greffon restant après la taille en biseau du greffon.

Ce sont ces parties seules qui s'hypertrophient, et leur volume est plus ou moins grand, suivant que le niveau de la greffe est placé au niveau du sol, en dessus ou en dessous, ce qui est conforme à la *loi de niveau* établie par Royer (1). Cette variation n'est donc pas le fait de la greffe, comme on pourrait le croire au premier abord.

Le Navet qui se forme ainsi au sommet de la tige du Chou cabus ne devient pas plus ligneux pour cela ; sa chair est aussi tendre que celle des témoins. Quand on la goûte, on constate qu'il est plus sucré et que sa saveur, moins âcre, est plus ou moins intermédiaire entre celle des Navets témoins et des Choux cabus non greffés.

ε. *Greffes de Panais sur Carotte et vice versa.* — Quand on greffe la Carotte rouge demi-longue sur le Panais et le

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*. Paris, 1881.

Panais sur la Carotte à collet vert, en opérant entre jeunes racines n'ayant pas encore emmagasiné de réserves, on remarque que la tuberculisation se fait dans la racine greffon exclusivement.

La racine sujet ne grossit pas après l'opération, *si l'on a soin* de supprimer rigoureusement tous les yeux adventifs qui cherchent à se développer, au début surtout.

De même, il faut surveiller avec soin la production des racines adventives sur le tubercule du greffon qui a toujours une tendance à puiser directement la sève brute dans le sol au lieu de se servir du sujet.

Le tubercule ainsi formé dans le greffon a une saveur plus sucrée que le tubercule des témoins, mais sa taille reste plus petite.

η. *Greffes de Laitue sur Salsifis.* — Je rappelle ici ce que j'ai déjà indiqué pour ces greffes dans le paragraphe précédent. La racine sujet ne grossit pas et ne présente pas trace d'inuline, si l'on a eu soin de supprimer rigoureusement les bourgeons adventifs.

Donc, après la greffe, la racine sujet n'emmagasinant plus de réserves, et le greffon ne pommant plus, on voit que cette opération, curieuse comme théorie, est ici un véritable contre-sens horticole.

En somme, on peut dire que, en supposant la soudure parfaite, la greffe amène un changement de saveur dans les parties comestibles de l'appareil végétatif. Suivant les cas, ce changement se traduit par une *amélioration* (Navets, etc.) ou par une *perte de qualité* (Choux cabus).

Presque toujours il y a *diminution de volume* de la partie comestible, qui peut manquer complètement (Laitue). Pour que l'opération ait un intérêt pratique, il faut que la diminution de volume soit compensée par l'augmentation de la qualité, comme dans les Navets et certains autres légumes greffés.

2. Les parties alimentaires appartiennent à l'appareil reproducteur. — Ces parties peuvent appartenir à l'inflorescence, au fruit ou à la graine.

θ. *Greffes de Choux-fleurs sur Choux cabus.* — Lorsque l'on greffe, en bonne saison, de jeunes Choux-fleurs, âgés de cinq à six semaines et semés à l'époque habituelle, en avril, en prenant pour sujet le Chou cabus, on constate que la pomme blanche, savoureuse, qui constitue la partie comestible de cette plante, ne se forme plus aussi bien.

Les branches, habituellement atrophiées, s'allongent plus ou moins; le plus souvent, cependant, la floraison n'a pas lieu, ce qui peut tenir aussi à l'époque du greffage. En un mot, le greffon se comporte comme les Choux-fleurs plantés dans un terrain insuffisamment fumé ou insuffisamment arrosé dans les années sèches.

Ce résultat, facile à prévoir, empêchera la greffe du Chou-fleur d'être pratiquement utilisée pour l'amélioration directe de ce légume délicat. Il ne saurait, en effet, gagner en saveur, puisque l'élongation de l'inflorescence amène à l'air les parties comestibles et s'oppose à leur étiolement parfait.

ι. *Greffes de bourgeons à fleurs de Chou-rave sur Chou cabus.* — J'ai déjà montré que, dans ce genre de greffes, le bourgeon acquiert une taille plus considérable que s'il était resté sur le pied mère. On remarque, de plus, que le fruit augmente de taille et que la graine devient plus grosse. Le fruit est plus large, mais ne s'allonge pas proportionnellement; les graines sont moins nombreuses dans chaque silique.

κ. *Greffe des Solanées alimentaires.* — J'ai constaté, en greffant la Tomate jaune ronde sur la Tomate rouge grosse hâtive, que les greffons portent des fruits une fois et demie plus gros environ que ceux donnés par les témoins.

Le même résultat s'observe quand on greffe cette même variété sur les Tomates Reine des Hâtives, Naine hâtive, etc.

Quant à la graine, elle reste de même taille que celle des témoins.

Ceci montre que, comme chez les arbres fruitiers, la greffe amène parfois le grossissement du fruit chez quelques plantes herbacées. Ce fait a son intérêt pratique pour la Tomate jaune ronde dont le fruit est excellent, mais a le défaut d'être de trop petite taille.

En greffant le Piment conique sur la Tomate, j'ai obtenu un fruit modifié dans sa forme, qui était beaucoup plus gros que les fruits des témoins (fig. 1, pl. III).

En revanche, dans les greffes d'Aubergine, la taille du fruit n'augmente pas. Souvent même elle diminue. Le nombre des fruits est en rapport avec la perfection relative de la soudure et l'état de souffrance qu'amènent la concordance ou la discordance de vigueur du sujet et du greffon.

λ. *Greffes de Carotte sauvage sur Carotte cultivée.* — J'ai greffé ces deux plantes, racine sur racine, toutes les deux au début de la deuxième année de développement. On remarquera que le greffon est de petite taille et assez pauvre en réserves, tandis que le sujet appartenant à la Carotte rouge demi-longue est très développé et renferme une abondante provision de nourriture.

La greffe se fait en fente, en ayant soin de placer le greffon au milieu de la fente du sujet, afin de mieux assurer le contact des couches génératrices, ce qui n'aurait pas lieu en plaçant le greffon sur les côtés, à cause de la grande épaisseur de l'écorce hypertrophiée dans la Carotte rouge.

Moyennant ces précautions, les greffes réussissent si l'on parvient à éviter la dessiccation du greffon et la pourriture du sujet, ce qui n'est pas toujours facile.

Le sujet ne donne pas d'yeux adventifs et le greffon n'émet pas de racines nouvelles si l'opération est bien faite. Ils se suffisent donc mutuellement.

La Carotte sauvage monte à l'époque habituelle en donnant une belle végétation. Après une courte période d'humi-

dité, j'ai observé, sur ses feuilles, quelques Champignons parasites qui n'existaient pas sur les témoins.

Au moment de la floraison, divers insectes ont attaqué de préférence quelques-unes des ombelles, mais en somme la floraison et la fécondation se sont opérées normalement. Je ferai remarquer que j'avais placé, côte à côte avec mes greffes, des témoins appartenant à la Carotte sauvage, mais non des témoins appartenant à la Carotte cultivée. Dans le voisinage, on ne laisse aucune Carotte domestique monter à graine.

L'hybridation entre la Carotte rouge et la Carotte sauvage greffée n'était donc pas possible à la suite du transport du pollen par le vent ou les insectes. D'ailleurs, eût-elle pu s'effectuer, elle aurait porté sur quelques graines seulement et les témoins eux-mêmes auraient été hybridés comme les greffons, ce qui n'a pas eu lieu.

Or, tous les fruits de la Carotte sauvage greffée ont acquis une taille presque double de celle des témoins, et leurs épines sont devenues beaucoup plus longues et plus fortes. Ces différences étaient plus tranchées encore dans les fruits situés à la périphérie de l'ombelle, qui étaient moins serrés que ceux du centre et pouvaient plus librement se développer.

A maturité, le fruit était formé par deux akènes très aplatis ; mais, à cause du volume plus grand du fruit, ces graines possédaient elles-mêmes une plus grande quantité de réserves et étaient plus volumineuses qu'à l'ordinaire. C'était donc, en fin de compte, sur la graine qu'avait principalement porté l'influence de la greffe.

En résumé, la greffe des plantes herbacées peut ou non, suivant le cas, provoquer le grossissement du péricarpe dans les fruits charnus et de la graine dans les fruits secs comme chez les plantes ligneuses. Mais il n'y a pas de règle générale sous ce rapport.

La saveur du fruit dépend surtout de la perfection de la

soudure et de la quantité de sève qui arrive au greffon, et cela dans les plantes herbacées comme dans les plantes ligneuses (1).

§ III. — Variations causées par la greffe dans l'époque ou le mode de floraison.

Les variations causées par la greffe dans la floraison portent, soit sur l'époque habituelle de la floraison, soit sur son mode, dans le greffon bien entendu, puisqu'il s'agit ici de la greffe ordinaire et non de la greffe-mixte.

1. Variations dans l'époque de la floraison. — Le greffon peut être influencé dans l'époque de sa floraison d'une façon assez différente suivant qu'il s'agit de plantes annuelles, bisannuelles ou vivaces, suivant le moment où l'on fait la greffe, suivant l'âge et la nature du greffon, et aussi suivant le procédé de greffage.

a. *Plantes annuelles.* — Lorsque l'on considère les greffons des plantes annuelles, on constate que la floraison est le plus souvent retardée, mais d'une façon très inégale suivant les plantes.

Cela tient à ce que la circulation des sèves est brusquement interrompue pendant quelque temps et ne se rétablit qu'à la cicatrisation complète. La croissance est par conséquent retardée.

Or, certaines plantes se cicatrisent rapidement ; d'autres, beaucoup plus lentement. Il en résulte que l'état de vie

(1) Quelques expériences, rapportées par Thouin, mériteraient d'être répétées. « *Lorsque deux espèces sont greffées sur un même sujet*, dit-il, *celle de ces espèces dont le fruit prédomine enlève la saveur à l'autre. J'ai eu occasion de reconnaître ce fait important sur un Abricotier de Nancy et une Reine-Claude greffés sur Prunier. Mais cette observation intéressante mérite d'être vérifiée sur un plus grand nombre d'espèces d'arbres.* » (Thouin, art. Greffe du *Nouveau cours complet d'Agriculture*. Paris, 1822.)

ralentie amené par la greffe a une durée fort variable suivant les plantes greffées.

Ainsi, dans les Haricots, cette durée est d'une semaine environ ; dans le Soleil, les Choux, elle est plus longue, et l'on sait qu'elle est maximum dans les plantes grasses. La floraison en subira le contre-coup et serait retardée d'autant si la cicatrisation était la seule cause en jeu.

Mais il y a autre chose. Quand le greffon souffre à la suite d'une union mal assortie, cette souffrance amène une production plus rapide des réserves et une floraison anticipée.

L'époque de la floraison est alors en quelque sorte la résultante de ces deux forces agissant en sens contraire, et l'on s'explique ainsi que suivant la perfection d'une même greffe et les conditions extérieures, on puisse observer une avance ou un retard.

Ainsi, le Haricot greffé sur lui-même fleurit en général au même moment que les témoins : cicatrisation et souffrance due au bourrelet s'équilibrent. Mais le Haricot de Soissons greffé sur Haricot noir de Belgique fleurit plus vite que les témoins, parce que le sujet et le greffon présentent une assez grande différence fonctionnelle.

L'époque du semis et du greffage permet d'effacer d'ailleurs ces différences au besoin. En semant une dizaine de jours à l'avance les plantes à greffer et en les greffant ensuite, elles se trouveront retardées du même temps environ par la greffe ; mais elles seront, la reprise opérée, dans des conditions analogues à celles des témoins semés dix jours plus tard que les premières et leur floraison se fera en même temps si la cicatrisation est suffisante.

Ainsi, la connaissance exacte du temps réclamé par la cicatrisation, autrement dit la durée de l'union provisoire, a une grande importance pratique pour le greffeur, dans certains cas.

Quand il s'agit, par exemple, de plantes annuelles qui exigent une somme déterminée de chaleur totale, telle que toute la saison chaude est indispensable à leur fructification

normale, un retard de plusieurs semaines causé par la cicatrisation peut les empêcher complètement de fructifier à temps.

Ainsi, j'ai greffé la même année (1897) des Piments divers (Trompe d'éléphant, Corne doux, Cerise, etc.) sur Aubergine longue violette, Aubergine longue blanche et sur diverses variétés de Tomates.

Les premières greffes, effectuées en juin, ont permis aux Piments greffons de fructifier et de *mûrir leur fruit*. Les secondes, effectuées en juillet sur des plants retardés en pots, ont tout aussi bien repris que les premières, mais les pluies de septembre survenant au moment de la floraison ont fait couler les fleurs; les quelques fruits qui ont pu nouer ont pourri ou gelé sans atteindre leur maturité.

b. *Plantes bisannuelles ou vivaces herbacées.* — Ici les conditions se compliquent de l'âge respectif des sujets et des greffons.

Lorsque l'on prend pour sujet une plante bisannuelle à sa première année de développement et pour greffon une plante bisannuelle à sa deuxième année de développement, les considérations précédentes sont en grande partie applicables.

J'ai obtenu un retard de trois semaines environ dans la floraison du Chou-rave et du Chou de Bruxelles après avoir greffé leurs jeunes bourgeons à fleurs sur le Chou cabus; un retard d'une quinzaine environ dans la floraison des greffons de *Linaria vulgaris* placés sur l'*Anthirrinum majus*, etc.

Si l'on greffe des plantes bisannuelles en choisissant pour greffon une plante bisannuelle à sa première année de développement comme le sujet, on constate que le greffon fleurit à l'époque ordinaire, la deuxième année. Cela est tout naturel, puisque, à ce moment, les conséquences de la cicatrisation ne se font plus guère sentir : c'est ce qui se passe dans la greffe du Navet sur Chou, de Choux divers sur variétés différentes, etc.

On obtient un résultat analogue en greffant entre elles certaines plantes bisannuelles à leur deuxième année de développement. Il en est ainsi pour la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge demi-longue, l'Alliaire sur le Navet, etc. Quand le sujet est tuberculeux, il est épuisé dans la grande majorité des cas par son greffon. Exception doit être faite pour les réserves d'inuline qui ne seront utilisées que par un greffon apte à les digérer. La Laitue greffée sur Salsifis fleurit beaucoup plus rapidement que les témoins.

Quelquefois, en greffant une plante bisannuelle à sa deuxième année de développement sur une plante vivace, on obtient un retard énorme dans la floraison. Tel est le cas exceptionnel du Salsifis greffé sur Scorzonère dont quelques exemplaires, greffés au mois de mars, ne fleurissent que l'année suivante.

En somme, c'est encore à la cicatrisation et aux différences fonctionnelles entre le sujet et le greffon qu'il faut attribuer ces résultats variés. Dans le cas où la floraison est retardée, c'est que la cicatrisation joue un rôle prédominant ; dans le cas contraire, c'est la différence des capacités fonctionnelles des deux plantes qui produit ce résultat, du moins en général.

Dans les greffes de plantes à la première année de développement, le retard produit par la cicatrisation n'influe guère sur le développement de la plante la deuxième année. La taille du greffon et la quantité de ses réserves peuvent simplement être diminuées, d'où une différence de quantité et non de qualité, si la cicatrisation intervient seule.

Quand il s'agit de plantes à la deuxième année de développement dont les tissus sont également avancés comme différenciation ou réserves, la soudure est rapide et ne cause qu'un retard insignifiant qui porte non sur la floraison, mais sur la taille du greffon si les deux plantes greffées ont des volumes inégaux.

Au contraire, si le sujet n'a pas de réserves assimilables, le greffon n'ayant rien à sa portée pour augmenter son appa-

reil végétatif, emploie ce qui lui reste de réserves propres à former son appareil reproducteur en supprimant la phase végétative : c'est le cas de la Laitue placée sur Salsifis.

Quand le greffon se trouve sur un sujet sans réserves, mais pouvant absorber facilement, comme les bourgeons à fleurs de Chou greffés sur un jeune Chou, on conçoit que le greffon peu riche en chlorophylle se cicatrise lentement et amène un retard considérable dans la floraison. La cicatrisation effectuée, le bourgeon ne supprime point la phase végétative, puisqu'il peut se servir de son sujet pour puiser dans le sol les matériaux qui lui manquent.

Au point de vue pratique, ces données peuvent rendre des services pour éviter l'hybridation dans quelques végétaux et amener la fructification de certaines plantes greffées.

En greffant la plante annuelle sur elle-même à une période assez voisine de la floraison, ou les plantes bisannuelles et vivaces sur une jeune plante bisannuelle ou vivace à sa première année de développement, on provoquera un écart de plusieurs semaines entre la floraison des plantes normales et des plantes greffées, écart suffisant pour que les premières aient défleuri quand les autres entreront en fleur. Dans ces conditions, l'hybridation ne sera plus à craindre.

Si l'on veut au contraire empêcher un retard préjudiciable à la bonne formation des graines des plantes fructifiant tard, on les sème plus tôt, de façon que le retard produit par la cicatrisation soit annihilé et que l'on puisse quand même récolter les graines en temps voulu pour qu'elles aient acquis toutes leurs qualités.

c. *Plantes vivaces et ligneuses.* — Dans ces plantes, la floraison se produit tardivement et seulement quand l'arbre a acquis l'âge adulte. La période de croissance, pendant laquelle l'arbre reste infertile, varie suivant les plantes que l'on considère.

Or la greffe peut réduire cette période de croissance, et, suivant l'âge et la nature du greffon, les fleurs se montrent

plus ou moins vite. Avec certains greffons bien choisis, on peut obtenir des fruits la première année de greffe.

Mais il ne faut pas confondre cette avance dans la mise à fruit d'un arbre, qui ne change pas en général l'époque annuelle de la floraison, avec l'avancement ou le retard de la floraison annuelle que je viens d'étudier précédemment.

Si un pareil retard ou avancement se retrouve parfois dans certains cas, il est assez rare. Je citerai, d'après Sahut (1), le Pêcher qui est plus précoce greffé sur le Prunier que sur l'Amandier, le Prunier qui serait plus précoce greffé sur le Prunier Damas que sur le Prunier Saint-Julien, etc.

Il est évident que la cicatrisation ne peut être invoquée pour justifier ces phénomènes, qui sont dus à une différence dans les capacités fonctionnelles des plantes associées, différence qui amène constamment un changement notable dans la nutrition du greffon et du sujet.

2. Variations dans le mode de floraison. — La greffe peut provoquer des variations dans la disposition des fleurs, dans leur préfloraison, leur chute ou leur coulure.

a. *Disposition des fleurs.* — Quand on greffe entre elles des variétés naines ou ayant une tendance à rester plus petites, on constate que les inflorescences des greffons restent plus courtes et que leurs entre-nœuds deviennent de plus en plus rapprochés.

Les fleurs finissent, dans certaines greffes, par se toucher presque et par produire une masse de fleurs agglomérées. C'est ce qui arrive dans les greffes du petit Pois nain, etc.

Dans les variétés de taille moyenne et dans les variétés vigoureuses, ces faits sont bien moins accentués et il faudrait bien se garder de les généraliser.

La nutrition générale du greffon, modifiée par le bour-

(1) F. Sahut, *loc. cit.*, p. 307.

relet, est la cause de ces variations sur lesquelles je reviendrai plus loin.

b. *Préfloraison.* — Lorsque la sève brute est amenée en quantité plus ou moins considérable dans les fleurs du greffon, il arrive que les fleurs sont plus ou moins nombreuses et s'ouvrent plus ou moins facilement.

J'ai observé une floraison difficile dans le *Brassica Cheiranthus* à la suite de sa greffe sur Alliaire.

Mais le cas le plus curieux que j'ai observé sous ce rapport, c'est celui du Chou rave blanc greffé sur Chou rave violet.

Cette greffe avait été faite entre jeunes plants de quatre à cinq semaines environ et bien vigoureux. La reprise et la soudure furent aussi parfaites que possible. Le greffon seul fournit un tubercule; il conserva sa couleur blanche pendant que le sujet, resté rouge, n'avait grossi que comme appareil absorbant, mais non comme organe de réserve. La greffe inverse du Chou rave violet sur Chou rave blanc donne le même résultat au point de vue de la tuberculisation et de la couleur.

Cela démontre bien que la couleur caractéristique de chaque variété se forme *sur place* et ne dépend point exclusivement des produits apportés par le greffon ou le sujet.

Au moment de la floraison, toutes les fleurs du Chou rave blanc présentèrent une remarquable préfloraison chiffonnée et les pétales, une fois développés à l'air libre, prirent un aspect gaufré très caractéristique (fig. 15, p. 192).

Les greffes du Chou rave violet avaient en général fourni un tubercule plus gros que les précédentes. Déplantées, puis ramassées à la cave pendant l'hiver en prévision des gelées, elles furent remises en terre au printemps. Elles se comportèrent moins bien que les témoins et poussèrent assez mal au début; les Limaces se logèrent dans les tubercules ainsi que les Forficules et les Cloportes. Ces parasites absor-

bèrent une grande partie des réserves au détriment de la floraison.

Les quelques fleurs fournies par les greffons avaient aussi l'aspect gaufré, mais à un moindre degré que les précédentes.

c. *Chute des fleurs et coulure.* — Si la soudure est trop imparfaite et si le greffon est maintenu trop longtemps dans un état de pléthore aqueuse, la coulure des fleurs et leur chute avant l'épanouissement se produiront fatalement.

J'ai observé la chute des fleurs dans beaucoup de Solanées, en particulier dans la Pomme de terre. La soudure, assez imparfaite, comme dans beaucoup de plantes où les tissus herbacés prédominent, n'avait pas permis au greffon d'atteindre sa taille normale, et il souffrait du manque d'eau.

La floraison eut lieu quand même ; les fleurs du début s'ouvrirent ; elles étaient bien conformées, mais elles se détachèrent toutes de leur support, pendant que celles des témoins persistaient en grande partie et produisaient un fruit. Quant aux dernières fleurs de l'inflorescence, elles ne s'épanouirent même pas et tombèrent à l'état de boutons.

Un résultat semblable se produit par un excès d'eau dans la greffe des bourgeons à fleurs du Chou quand on se sert de bourgeons un peu avancés où les boutons commencent à poindre. Cela arrive de même quand on maintient trop longtemps la plante greffée sous cloche dans une atmosphère humide. Dans les Choux, une seconde floraison succède à la première qui a avorté, si l'on a soin de maintenir la vie du greffon en lui donnant les soins nécessaires.

L'expérience montre que l'étiolement, les variations atmosphériques et l'état du sol ont la plus grande influence sur ces divers phénomènes et leur intensité.

§ IV. — Les parasites dans la greffe.

Les relations des plantes avec leurs parasites et le degré de résistance qu'elles offrent à leurs attaques sont de la plus haute importance en agriculture.

Cette résistance est augmentée par la vigueur de la plante ; elle est diminuée si la plante souffre et se trouve dans des conditions défavorables.

Dans ce paragraphe, j'examinerai si la greffe augmente ou affaiblit la résistance de la plante, et si cette augmentation ou cet affaiblissement sont temporaires ou définitifs.

Comme dans toutes les plantes greffées, le sujet et le greffon souffrent surtout dans la phase de l'*union provisoire* ; c'est aussi à ce moment que les parasites les attaquent le plus vivement. Mais une fois l'*union définitive* commencée, les plantes greffées sont moins attaquées, il est vrai, mais ne sont pas pour cela à l'abri. Les espèces de parasites changent ; leurs attaques sont plus ou moins vives, plus ou moins dangereuses, suivant la perfection de la soudure et les convenances fonctionnelles réciproques des plantes greffées.

Je vais étudier successivement :

1° L'action des parasites pendant l'union provisoire ;

2° L'action des parasites lors de l'union définitive.

1. Les parasites pendant l'union provisoire. — Les principaux parasites qui s'attaquent aux greffes pendant l'union provisoire sont les Mollusques, les Vers, les Cloportes, les Insectes et les Moisissures.

Ces parasites peuvent agir différemment sur le sujet et sur le greffon qui ont souvent un coefficient de résistance différent et ne se trouvent point dans les mêmes conditions biologiques.

α. *Mollusques*. — Les Mollusques les plus à craindre pen-

dant l'union provisoire sont les Limaces (noire, grise et rouge) et les Escargots. Ces animaux n'attaquent point, pour les mêmes raisons et de la même manière, le greffon et le sujet.

J'ai déjà démontré (1) que cette attaque des Mollusques n'est point due à une réaction mutuelle du sujet et du greffon, à un processus chimique modifiant la nature des tissus et diminuant ainsi les moyens chimiques de défense que peuvent posséder naturellement les plantes vis-à-vis de ces animaux. Elle est tout bonnement due, pour le greffon, à la mortification qu'il subit par le fait même de l'opération.

Quant au sujet qui ne subit pas de mortification marquée, l'attaque des Limaces est due à ce que ses tissus sont entamés dans l'opération. Les méristèmes de cicatrisation qui se produisent assez rapidement sont des portions très tendres, riches en matières nutritives, destinées par le fait même à être l'objet des préférences des Mollusques. Quand on greffe sur tubercule, l'attaque est encore plus vive puisqu'à l'attrait des parties jeunes et tendres s'ajoute celui des réserves.

D'une façon générale, on peut dire que l'attaque des Mollusques est cependant inégale vis-à-vis du sujet et du greffon pendant l'union provisoire. Elle est plus forte pour le second que pour le premier et varie suivant la nature des plantes.

Les plantes les plus attaquées après la greffe sont évidemment les plantes cultivées, comme les Laitues, les Choux, les Carottes, etc., mais beaucoup de plantes non attaquées normalement le sont après cette opération. Il en est ainsi pour le *Lactuca Scariola* qui possède des principes chimiques défensifs; pour le *Centaurea montana* à toison protectrice, etc., etc.

(1) L. Daniel, *Parasites et plantes greffées* (Rev. des Sc. natur. de l'Ouest, 1894).

β. *Vers.* — L'attaque des Vers ne se produit en général que sur le sujet, la seule des deux plantes dont les tissus soient suffisamment humides pour permettre à ces animaux d'y vivre.

J'ai observé fréquemment la présence de divers Helminthes dans les tubercules de Carotte sur lesquels étaient greffés le Fenouil, le Céleri, etc., dans ceux de la Betterave et dans les greffes sur tubercules de Chou-rave ou de Navet. L'attaque m'a toujours paru plus vive dans les tubercules d'Ombellifères et d'autant plus marquée que l'atmosphère était plus humide.

Elle est la conséquence pure et simple de la blessure et de la pourriture que causent dans les tissus de réserve les agents atmosphériques chargés de germes ; elle est accentuée par les arrosages et peut souvent compromettre la greffe en faisant pourrir les méristèmes de cicatrisation du cylindre central et des couches génératrices.

γ. *Cloportes.* — Les Cloportes et divers Myriapodes manifestent une préférence marquée pour les plantes greffées, mais ils ne compromettent en général les greffes que s'ils sont en nombre suffisant, ce qui arrive dans certains jardins humides.

Ils attaquent de préférence les greffes de plantes tuberculeuses comme celles de la Carotte, du Chou-navet, de la Pomme de terre (greffes sur tubercules). Mais ils peuvent aussi causer de sérieux dommages aux greffes de Chrysanthèmes sur *Anthemis frutescens*, sur *Helianthus annuus*, etc., ainsi que je l'ai constaté bien des fois.

δ. *Insectes.* — L'attaque des Insectes est en général assez peu à craindre pendant l'union provisoire. Cependant j'ai observé plusieurs cas de greffes compromises pendant cette phase par l'attaque d'Insectes déterminés.

Lorsqu'on greffe les jeunes pousses de la Ronce sur les jeunes pousses du Framboisier, on remarque que le sujet

est attaqué assez vivement par un petit Coléoptère, qui vit sur le Framboisier, il est vrai, mais sans produire des dégâts aussi prononcés.

J'ai remarqué l'attaque très vive des Altises vis-à-vis des greffes, qui ne réunissent pas définitivement, d'*Isatis tinctoria* sur Chou cabus, mais qui se maintiennent longtemps à la phase de l'union provisoire. Le greffon et le sujet sont bien attaqués tous les deux à la fois, mais le greffon surtout, qui souffre davantage, est préféré par ces petits Coléoptères.

Les Taupins (*Agriotes obscurus*) attaquent les bourgeons enterrés des greffes de la Vigne et nuisent à sa reprise (1).

Un exemple curieux d'attaque des greffons par les insectes est celui de la Chématobie vis-à-vis du Pommier (2). Je le décris ici, bien qu'il ne rentre qu'indirectement dans le sujet, étant donné que la ponte de l'insecte n'a pas lieu de préférence sur les greffons.

Quand on observe une série de greffes de Pommier, faites à la même époque et dans les mêmes conditions, on remarque souvent que tous les yeux des greffons ne poussent pas au début de la végétation. Quelques-uns seulement se développent, et parfois aucun d'eux ne donne de pousse, quoique l'écorce des greffons soit restée verte.

A la seconde sève, la plupart de ces greffons conservent assez de vitalité pour faire développer les yeux stipulaires et assurer ainsi la reprise du greffon. Quelquefois, il n'en est pas ainsi, et la greffe est manquée.

Si l'on examine les boutons des greffons au début de la première sève, on constate que ceux qui ne se développent pas contiennent une jeune larve de Chématobie qui a rongé le sommet végétatif de chaque bourgeon.

Il est donc important, lorsque l'on greffe le Pommier, de

(1) Valéry Mayet, *Les rongeurs de boutures et de greffes* (Rev. de viticult., 1894).

(2) L. Daniel, *La Chématobie et la greffe du Pommier* (Le Cidre et le Poiré, 1896).

visiter soigneusement ses greffons, et de les débarrasser des œufs de la Chématobie, si l'on veut éviter les insuccès.

ε. *Champignons.* — Les Champignons ne sauraient se développer que dans un milieu suffisamment humide.

Comme, pendant l'union provisoire, le greffon se trouve dans des conditions bien différentes de celles du sujet, qu'il est exposé à périr par dessiccation, tandis que le sujet souffre de pléthore aqueuse, c'est évidemment le dernier qui sera seul atteint par les Moisissures, ou le sera le premier.

Cette attaque est d'ailleurs peu marquée à l'air libre, sauf pour les greffes faites dans un milieu très humide, lors des pluies persistantes. Elle est au contraire trop fréquente quand l'on place sujet et greffon sous cloche, comme on le fait à tort dans la pratique, au lieu de donner à chaque plante le milieu qui lui convient en employant un dispositif approprié (1).

Quand l'union provisoire a une longue durée, comme cela arrive dans les plantes de la famille des Liliacées par exemple, d'autres Champignons sont à craindre.

Le *Lilium candidum*, greffé sur lui-même au moment où sa tige était suffisamment jeune, vit longtemps (cinq à six semaines et plus, suivant les conditions extérieures), bien que l'union vasculaire définitive ne se produise pas. Les greffons et les sujets furent envahis rapidement par l'*Uromyces Erythronii* (D. C.) Passer., et leurs feuilles ne tardèrent pas à se dessécher, bien que la tige greffon fût restée verte et bien vivante.

2. Les parasites pendant l'union définitive. — Il faut une surveillance active pour prévenir les ravages des parasites au début de l'union provisoire. Mais, au fur et à

(1) L. Daniel, *Quelques considérations théoriques sur la greffe* (Bull. de la Soc. scient. et médic. de l'Ouest. Rennes, 1897).

mesure que la cicatrisation commune fait des progrès, la résistance de chaque plante augmente d'autant, et, au moment où l'union définitive est complète et parfaite, l'attaque des parasites précédents est considérablement réduite et peut, le plus souvent, être négligée quand les deux plantes concordent suffisamment.

Mais si les deux plantes associées diffèrent comme capacité fonctionnelle, elles souffriront dans leur nutrition générale et donneront d'autant plus prise à l'attaque des parasites que cette différence sera plus tranchée au début, car elle ne fera que croître avec le développement plus considérable des deux plantes avec l'âge.

Les parasites qui attaquent ainsi les plantes greffées qui souffrent dans leur nutrition générale ne sont plus les mêmes en général que ceux de l'union provisoire.

On peut les classer ainsi par ordre d'importance au point de vue des ravages : 1° les Insectes et les Myriapodes; 2° les Champignons et autres parasites végétaux ; 3° les Mollusques (1).

Les deux premières catégories sont surtout à craindre pour les végétaux ligneux ; les animaux de la troisième sont préjudiciables surtout aux greffes herbacées.

α. *Insectes.* — Les Insectes qui attaquent les plantes greffées varient tout naturellement avec ces plantes.

Ceux dont j'ai le plus particulièrement constaté les ravages sont les Pucerons, les Altises, les Piérides, les Charançons, la Chématobie, le *Liparis dispar*, etc.

Les Pucerons attaquent un très grand nombre de plantes greffées, et cela avec d'autant plus d'intensité que le greffon souffre plus dans ses rapports avec le sujet.

Une expérience caractéristique sous ce rapport est la suivante. J'ai greffé, par le procédé de la greffe-mixte (Voy. plus loin, chap. III), le *Cerasus avium* sur le *Prunus Lau-*

(1) Bien entendu, cette classification n'a rien d'absolu, et je l'établis pour la commodité de l'étude.

rocerasus. Lorsque, par une taille raisonnée, on laisse au sujet assez de feuilles pour qu'il élabore lui-même sa sève sans porter trop de préjudice au greffon, celui-ci n'est pas ou est à peine attaqué par les Pucerons.

Si les feuilles du sujet sont trop nombreuses, et absorbent la majeure partie de la sève brute, le greffon n'en reçoit plus assez ; il pousse beaucoup moins, souffre du manque de nourriture et il ne tarde pas à être couvert de Pucerons.

Vient-on à supprimer une partie des pousses du sujet, le greffon devient plus vigoureux, et résiste mieux aux Pucerons, dont le nombre diminue rapidement, pour finir par disparaître.

Parmi les autres greffes où j'ai constaté l'attaque très vive des Pucerons vis-à-vis des greffons comparativement aux témoins, je puis citer le *Brassica Cheiranthus* greffé sur Alliaire, le Chrysanthème greffé sur *Anthemis frutescens*, divers Rosiers, etc.

Il est assez facile de s'en débarrasser avec le jus de tabac.

Les Altises s'attaquent principalement aux Crucifères; leur attaque est aussi plus ou moins vive suivant le degré de perfection de la soudure et les rapports qui existent entre le greffon et son support, au cours d'une même greffe.

Mes expériences sur les Choux cabus sont très démonstratives à cet égard. J'ai greffé, au printemps, le Chou nantais sur le Chou de Saint-Brieuc qui est plus vigoureux. Tant que la reprise n'a pas été complète, et la répartition des sèves redevenue normale, diverses Altises (*Phyllotreta vittula* Red., *P. nigripes*, F., etc.) ont envahi les greffons avec une intensité beaucoup plus marquée que pour les témoins. Cette attaque s'est modérée quand le greffon s'est à nouveau trouvé dans les conditions ordinaires.

Mais ces mêmes Altises ont constamment attaqué de la même manière le Chou de Saint-Brieuc greffé sur Chou

nantais qui, placé sur une plante moins vigoureuse, n'atteint point sa taille ordinaire et souffre par le manque de sève brute.

Les mêmes faits se sont produits avec le Chou de Tours greffé sur Chou nantais, mais avec moins d'intensité, la souffrance du greffon étant moindre, puisque les différences entre les capacités fonctionnelles de ces plantes sont moins tranchées.

Les Piérides du Chou, du Navet, etc., s'attaquent aussi plus spécialement aux greffons de Crucifères. Je citerai, parmi mes observations, l'attaque plus vive du Chou vert greffé sur Alliaire ; du *Brassica Cheiranthus* sur Alliaire, sur *Barbarea*, etc.

Les Charançons du groupe des *Baridius* (*B. Artemisiæ*, Herbst. ; *B. chlorizans* Germ., *B. cuprirostris* Fab.) logent leurs œufs de préférence au niveau de la greffe dans toutes les Crucifères greffées (fig. 1, pl. 1). Les larves y trouvent une nourriture plus abondante et plus parfaite sans doute.

Un grand nombre de mes greffes ont été compromises par ces larves, quand la sève élaborée, fournie par le greffon, n'a pu former des tissus conducteurs nouveaux suffisants pour annihiler leurs ravages.

L'attaque a eu surtout des conséquences désastreuses pour les greffes de bourgeons à fleurs, et pour celles où le greffon appartient à une plante de faible volume et peu vigoureuse.

C'est ainsi que les greffons de Corbeille d'argent placés sur Chou reprennent fort bien, donnent des inflorescences superbes, puis périssent quelquefois desséchés tout à coup. Il en est de même des *Barbarea intermedia* et *præcox* greffés sur Chou et sur Alliaire, de quelques greffes de Choux et de Navets.

Quand on examine la région du bourrelet, on la trouve entièrement rongée par les larves de *Baridius* qui ont même quelquefois dévoré le sommet du sujet.

La Chématobie et le *Liparis dispar* causent parfois de

sérieux dégâts aux jeunes greffons de Pommier, après l'union définitive.

Enfin, on sait que les greffes de Vigne sont attaquées par une dizaine d'espèces d'Insectes parmi lesquelles il faut citer le *Pentodon punctatus* qui, à l'état larvaire, attaque le bourrelet de la greffe et ronge les tissus de cicatrisation. Un Myriapode, le *Blaniulus*, mange les pousses tendres et pénètre dans la partie médiane des greffons (1).

β. *Parasites végétaux.* — L'attaque des parasites végétaux est beaucoup plus vive sur les plantes greffées. C'est un fait général.

J'ai déjà indiqué la présence du *blanc* sur mes Carottes sauvages greffées quand les témoins restaient indemnes.

C'est un fait d'observation vulgaire que le blanc du Rosier attaque d'une façon exceptionnelle les greffons de certaines variétés, et que cette attaque est d'autant plus vive et plus dangereuse que les relations du greffon et de son support sont plus défavorables à la répartition des sèves.

Dans le Poirier et le Pommier, la greffe entraîne, par le fait des souffrances du début d'un petit greffon placé sur un sujet beaucoup plus gros, un durcissement des écorces très préjudiciable. Ce durcissement se traduit par l'apparition rapide de Lichens et de Mousses parasites qui aggravent le mal et finiraient par compromettre la vie des deux plantes si l'on n'y mettait ordre, en incisant longitudinalement l'écorce du sujet, et en badigeonnant à la chaux ou à la bouillie bordelaise.

Même dans les greffes les mieux réussies, les Champignons supérieurs et inférieurs peuvent se joindre aux parasites précédents et attaquer soit le sujet, soit le greffon, soit les deux à la fois.

Parmi les espèces de Champignons supérieurs que j'ai observées sur les greffes âgées ou mal venues de Pommier à cidre, je citerai le *Pholiota squarrosa*, l'*Armillaria mellea*,

(1) Valéry Mayet, *loc. cit.*

l'*Hypholoma fasciculare*, l'*H. sublateritium*, l'*H. hydrophilum*, le *Pleurotus Pometi*, le *Polyporus sulfureus*, le *P. hispidus*, le *P. versicolor*, le *Volvaria bombycina*.

Quelques-uns de ces Champignons forment leurs chapeaux indifféremment sur le sujet et sur le greffon : tels sont les Polypores, qui s'observent très fréquemment; les *Pleurotus Pometi* et le *Volvaria bombycina*, qui sont plus rares.

D'autres, au contraire, se trouvent toujours au collet du sujet ou sur les racines, comme les *Hypholoma*, l'*Armillaria mellea* et le *Pholiota squarrosa*.

Enfin, il est bon de faire remarquer que les questions de climat jouent leur rôle dans cette attaque, suivant qu'elles sont plus ou moins favorables au développement de telle ou telle espèce. Ainsi le *Polyporus hispidus* est extrêmement fréquent sur les vieux Pommiers de l'arrondissement de Château-Gontier dans la Mayenne; il devient rare dans le nord de la Mayenne et n'est pas très fréquent en Ille-et-Vilaine. Dans ces deux dernières contrées, on trouve aussi fréquemment sur le Pommier le *Polyporus sulfureus*, qui devient plus commun en Normandie. Je n'ai jamais observé le *Polyporus sulfureus* sur le Pommier aux environs de Château-Gontier, bien qu'on le trouve assez souvent sur les souches de Chêne.

Chacun sait aussi que le Pommier greffé est attaqué par de nombreux Champignons inférieurs : *Nectria*, *Asteroma*, etc., de même que la Vigne française, depuis qu'elle est greffée sur la Vigne américaine, est envahie par des parasites végétaux de plus en plus nombreux et dangereux : *Oïdium*, *Mildew*, *Black-rot*, etc.

Il me reste à parler d'un autre parasite, le Gui, qui accélère souvent la disparition de certains Pommiers greffés. L'on sait, par les belles recherches de M. Gaston Bonnier, que le Gui rend à son hôte en sève élaborée autant qu'il en reçoit de sève brute (1). Le fait que je signale pourrait pa-

(1) Gaston Bonnier, *Sur l'assimilation des plantes parasites à chlorophylle* (C. R., 28 décembre 1891).

raître en contradiction avec les conclusions de cet auteur. On peut facilement expliquer la chose en remarquant que ce n'est pas tant comme *parasite épuisant* qu'agit le Gui, mais parce que sa présence amène dans les tissus du Pommier un désordre considérable qui se traduit par des *nodosités énormes* (fig. 5, Pl. II). Ces nodosités entravent l'arrivée de la sève dans les parties de branches qui sont situées au-dessus, et celles-ci finissent par disparaître. Dans les Pommiers greffés, ce résultat arrive d'autant plus vite que les relations entre le sujet et le greffon sont plus mauvaises.

La conclusion, c'est qu'il faut continuer à supprimer le Gui des Pommiers, puisque ses produits amènent dans les tissus de l'hôte une excitation morphogène très nuisible, même en admettant que la sève élaborée par le parasite puisse être absorbée en totalité par son support.

γ. *Mollusques.* — Les Mollusques sont en général peu à craindre après l'union définitive. Cependant, j'ai remarqué qu'ils attaquaient encore plus vivement les plantes greffées que les témoins.

Il en est ainsi dans les greffes de Haricots entre eux, les greffes de Tomates, d'Aubergines, de Piments, de Choux, d'Œillets, etc. Non seulement les feuilles sont rongées, mais aussi les tiges, les fleurs et les fruits. J'ai remarqué une attaque plus vive quand la souffrance du greffon et celle du sujet sont manifestes.

Le bourrelet de la greffe peut aussi être attaqué par eux, surtout si les méristèmes formés à cet endroit renferment une sève riche en réserves et en substances sucrées.

Un exemple bien caractéristique m'a été fourni par la greffe de l'*Helianthus tuberosus* sur l'*Helianthus lætiflorus*. Le premier est plus vigoureux que le second, et au moment où il fabrique ses réserves, il les transmet au sujet qui prend alors son accroissement maximum. A partir de ce moment, les magasins deviennent insuffisants; la sève, riche en réserves sucrées, séjourne au niveau de la greffe, et on voit

alors se former un léger bourrelet irrégulier sur le greffon.

Ce bourrelet est entamé facilement par les Limaces et les *Helix aspersa* qui le dévorent. La sève sucrée s'écoule par la blessure; les Guêpes et les Fourmis s'empressent de profiter de cette aubaine et il est parfois très difficile de les éloigner.

Tous les exemples que je viens de donner montrent que l'attaque des parasites pendant l'union définitive est d'autant plus vive et dangereuse que les rapports entre le sujet et le greffon sont moins parfaits, de telle sorte que cette attaque est pour ainsi dire un critérium du degré de perfection de la symbiose. *Toute greffe mal faite ou mal assortie ouvre la porte aux parasites.*

L'étude des rapports entre les parasites et les plantes greffées est de la plus grande importance dans la pratique agricole et horticole : c'est elle seule qui permet de comprendre bien des effets singuliers constatés dans les plantes greffées et restés jusqu'ici sans explication, ainsi que je le démontrerai dans la théorie qui va suivre.

B. — LA THÉORIE.

Pour bien comprendre la théorie des variations de nutrition générale causées par la greffe, il faut étudier successivement le fonctionnement de la plante normale et celui des plantes greffées.

§ I. — Fonctionnement de la plante normale.

Représentons par *Ca* la *capacité fonctionnelle maxima* d'une plante complètement développée, au point de vue de l'*absorption*, c'est-à-dire l'évaluation complète de ce qu'elle peut alors, en fonctionnant avec le maximum d'énergie dont elle est capable, absorber en eau et en substances dissoutes

par l'intermédiaire des racines pour l'amener dans l'appareil assimilateur sous forme de *sève brute*.

Appelons *Cv* la *capacité fonctionnelle maxima* de l'appareil aérien de la même plante au point de vue de l'*assimilation* générale des matières amenées par la sève brute et concentrées par l'évaporation de l'eau, travail dont la résultante est la formation de la *sève élaborée*.

Ces deux quantités ont entre elles d'étroites relations dans les conditions normales d'existence de la plante : *Cv* commande *Ca*, et c'est ce qu'on exprime en disant que *la consommation règle l'absorption* (1).

Ceci posé, étudions la manière dont va fonctionner une plante annuelle depuis l'apparition de ses premières feuilles jusqu'à la mort après fructification, en la supposant placée d'abord dans un *milieu parfait*, le plus favorable à l'exercice de ses fonctions, puis dans un *milieu variable*, par suite *imparfait*, où ces fonctions ne pourront s'exercer avec l'énergie maximum.

1. **Milieu parfait**. — Supposons que la jeune plante se trouve placée dans un sol suffisamment humide et chaud, renfermant tous les aliments nécessaires à la plante sous leur forme absorbable et dans les proportions voulues. Supposons aussi que l'air soit assez sec et la lumière suffisante pour assurer le maximum de rendement de la fonction assimilatrice.

Dans ces conditions éminemment parfaites et qui peuvent évidemment se trouver quelquefois réalisées, la jeune plante fonctionnera avec le maximum d'énergie. Mais comme à leur début ses appareils aérien et souterrain n'ont pas leur taille maxima T, leurs capacités fonctionnelles respectives seront représentées par des quantités *ca* et *cv*, bien inférieures aux quantités maxima finales *Ca* et *Cv*. Mais ces

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*

quantités *ca* et *cv* du moment présenteront les mêmes rapports que *Ca* et *Cv* et seront aussi égales entre elles.

La sève brute, pompée énergiquement, est incessamment appelée dans les feuilles, qui produisent elles-mêmes le maximum de sève élaborée. A cause de la valeur élevée de *ca*, la sève élaborée reste riche en eau et contient surtout des substances plastiques, qui sont employées aussitôt à la formation simultanée ou successive de nouvelles racines et de nouvelles branches feuillées.

La croissance de l'appareil absorbant est alors proportionnelle à celle de l'appareil assimilateur.

Cette croissance continue de la plante a pour résultante une augmentation constante de *ca* et de *cv*, et cela dure jusqu'à ce que ces quantités arrivent à égaler *Ca* et *Cv*.

A ce moment, la plante considérée a pris son maximum de développement, c'est-à-dire qu'*elle possède la plus grande taille T, que l'espèce soit capable d'acquérir*.

Dès lors, la sève élaborée servira à la fabrication des fruits et de la graine. La plante, pendant le reste de son existence, fournira une fructification totale maxima F, qui commencera à une époque déterminée au bout d'un temps de croissance *t*; puis elle finira par mourir.

Si la plante est bisannuelle ou vivace, le raisonnement précédent s'y applique tout aussi bien.

La plante bisannuelle emploie sa première année au développement partiel de son appareil végétatif et à la mise en réserve des substances destinées à sa croissance complète et à sa fructification l'année suivante.

Dans les plantes vivaces, plusieurs années sont nécessaires à la croissance totale, et la fructification F se compose des fructifications partielles des années pendant lesquelles la plante a donné des fruits.

2. Milieux variables imparfaits. — Voyons maintenant ce qui va se passer si l'on fait varier successivement ou

simultanément les milieux dans lesquels la plante est appelée à vivre.

Trois cas peuvent se présenter.

α. *La capacité fonctionnelle maxima Ca diminue seule.* — Supposons l'appareil absorbant placé dans un sol sec et pauvre en aliments, l'appareil assimilateur restant dans les conditions idéales de fonctionnement.

Dès le début, l'appareil absorbant ne peut atteindre la capacité fonctionnelle $ca = cv$, mais seulement une capacité plus petite $c'a < cv$, de telle sorte que, malgré l'appel normal déterminé par la consommation, l'absorption reste insuffisante.

La première conséquence de l'arrivée plus faible de la sève brute, c'est la concentration de la sève élaborée, sa richesse moindre en matériaux plastiques. En effet, la tension cellulaire augmentant, les déshydratations la diminuent par formation de saccharose ou d'amidon (loi de Pfeffer). De là, une formation précoce de réserves et une amélioration de saveur si la plante est alimentaire.

Les éléments plastiques, plus réduits, donnent des tissus moins bons conducteurs ; les vaisseaux se forment plus étroits, le bois est plus serré et plus riche en éléments scléreux : la plante *durcit*, comme on dit vulgairement.

Ces éléments plastiques, au lieu de se partager également entre l'appareil absorbant et l'appareil assimilateur, pourront être appelés plus spécialement dans l'appareil absorbant, de façon à augmenter la surface d'absorption sans augmenter la surface d'assimilation; celle-ci, si la différence n'est pas exagérée, peut arriver ainsi à exiger de la racine exactement ce que celle-ci plus développée peut arriver alors à lui fournir.

Ainsi l'inégalité du début, si elle n'est pas excessive, pourra se transformer en égalité fonctionnelle. Mais cet équilibre final ne sera atteint qu'au prix de souffrances variées. Ces souffrances se traduisent finalement dans la

plante par une diminution de taille $T' < T$, un aspect caractéristique de la végétation en sol sec, une fructification totale $f < F$ se produisant au bout d'un temps $t' < t$, si la somme totale de chaleur fournie à la plante pendant ce temps t' est suffisante.

Remarquons que, *dans ce cas, la plante ne fonctionnera jamais avec ses capacités fonctionnelles maxima Ca et Cv, mais avec des capacités fonctionnelles inférieures dont la valeur absolue dépendra du milieu où plonge sa racine* (humidité, composition et état de division du sol).

Il va de soi que ces effets seront plus ou moins accentués suivant la nature des plantes et la valeur relative de leurs capacités fonctionnelles. Toutes les plantes ont en effet un coefficient R de résistance à la dessiccation qui varie non seulement avec les espèces, mais même avec les individus et qui dépend de leur réserve respiratoire.

Ce raisonnement s'applique évidemment à toute la série des cas compris entre le fonctionnement dans le milieu parfait et la rupture d'équilibre entre l'absorption et l'émission de l'eau par la plante.

β. *La capacité fonctionnelle maxima Cv diminue seule.* — Supposons cette fois que l'absorption puisse se faire avec son maximum d'intensité, mais que l'appareil assimilateur, par un changement de milieu, vienne à perdre en partie son énergie fonctionnelle.

Au début, la racine peut puiser la sève brute avec une capacité fonctionnelle *ca*, quand elle est commandée par la capacité fonctionnelle *cv* correspondante.

Or l'appareil assimilateur, par suite du changement de milieu, ne possédera plus qu'une capacité $c'v < ca$ qui sera fonction de l'air ambiant (état hygrométrique) et de la lumière, et qui pourra varier en valeur absolue de *o* à *cv*.

Dans ces conditions, l'égalité $ca = cv$ est remplacée par l'inégalité $ca > c'v$ et les tissus de la plante renfermeront un excès d'eau d'autant plus considérable que $c'v$ se rappro-

chera plus de o. L'appareil assimilateur aura beau fonctionner, il restera toujours, par suite de l'insuffisance de sa capacité fonctionnelle, un excès d'eau qui, au delà d'une certaine limite, amènera la pourriture.

Entre le fonctionnement du milieu parfait et la pourriture par réplétion aqueuse, il y a toute une série de cas intermédiaires où la vie de la plante persiste, bien que le fonctionnement de ses appareils soit défectueux.

Dans ces cas, à cause de l'excès d'eau, la sève élaborée reste plus liquide et moins riche en réserves. L'appareil assimilateur se développera plus que l'appareil absorbant pour ramener l'équilibre et faire en sorte que, l'absorption cv étant donnée, la plante ait un appareil assimilateur $c'v < cv$, mais suffisant pour lui permettre de vivre sans pourrir.

Les conséquences d'un semblable état de choses seront d'amener une taille T″ de la plante telle que l'on ait $T > T'' > T'$, un aspect caractéristique de la plante vivant en milieu humide, une structure spéciale où les vaisseaux du bois seront plus larges et moins lignifiés, une fructification f' plus tardive puisque les réserves se forment plus difficilement et telle que l'on ait $f' < f < F$, et cela quand bien même la chaleur et les conditions extérieures seraient éminemment favorables.

Ici encore, on peut tirer des conclusions analogues à celles du cas α. *La plante ne fonctionnera jamais avec ses capacités fonctionnelles maxima, mais avec des capacités fonctionnelles inférieures dont la valeur absolue dépendra du milieu aérien.* Dans les résultats finaux, il faudra aussi tenir compte d'un coefficient R′ de résistance à la pourriture, coefficient spécial à la plante considérée.

Ajoutons que l'humidité des tissus favorise le développement des Champignons parasites (Moisissures), qui contribuent à diminuer cette résistance R′ et à entraîner la mort par réplétion aqueuse dans un délai plus court encore.

γ. *Les capacités fonctionnelles maxima Ca et Cv diminuent toutes les deux à la fois.* — Ce cas se réalise assez fréquem-

ment. Il suffit pour cela que l'appareil absorbant se trouve placé dans un milieu plus sec que le milieu parfait et l'appareil assimilateur dans un milieu plus humide ou plus obscur.

Mais on conçoit que ces deux diminutions, pour être simultanées, ne sont pas forcément égales. L'on pourra avoir trois cas représentés par les relations suivantes :

$$(1) \quad c'a < c'v,$$
$$(2) \quad c'a = c'v,$$
$$(3) \quad c'a > c'v,$$

dans lesquelles $c'a$ et $c'v$ représentent les valeurs respectives de l'absorption et de l'assimilation au moment où les milieux commencent à varier.

Les inégalités (1) et (3) conduisent, la première au cas de vie en sol sec examiné en α, la seconde au cas de vie en milieu aérien, humide, peu éclairé, examiné en β. Les résultats sont donc de même sens que pour α et β, mais moins accusés.

L'égalité (2) correspond au cas où les diminutions s'effectuent de façon à se compenser mutuellement. La vie de la plante sera toujours normale, mais si cette plante ne souffre pas, elle ne peut atteindre son développement maximum, puisqu'elle ne fonctionne jamais avec ses capacités maxima Ca et Cv.

Donc, dans ces trois cas encore, la taille de la plante restera inférieure à la taille maxima T, et la fructification sera inférieure à F. Cette fructification sera normale dans le cas (2), c'est-à-dire se produira à peu près à la même époque que dans le milieu parfait ; elle sera avancée dans le cas (1) et retardée dans le cas (3), en admettant, bien entendu, que la chaleur extérieure totale fournie soit suffisante.

Les résistances R et R′ joueront le même rôle qu'en α et β. L'action des parasites s'exercera ainsi dans le même sens, mais ici la plante leur résistera moins bien que dans le milieu parfait, même dans le cas (2) le plus favorable.

En résumé, dans l'hypothèse du milieu parfait, on sup-

pose un fonctionnement continu et régulier des appareils assimilateur et absorbant de la plante. Or, ce fonctionnement varie très souvent, puisque les milieux sont eux-mêmes essentiellement variables et ne réalisent qu'exceptionnellement les conditions du milieu parfait.

Ces considérations me permettront d'établir le principe suivant, très important à connaître pour expliquer certaines anomalies constatées dans le greffage :

La plante sauvage n'atteint pas toujours, dans une région donnée, sa taille maxima T, parce qu'elle ne rencontre pas toujours les conditions du milieu parfait qui lui permettent seules de fonctionner à la fois avec ses capacités maxima Ca et Cv.

Ce principe explique pourquoi l'homme arrive, en modifiant les milieux pour une plante entière (et même pour une partie de plante) à lui faire acquérir une taille plus élevée, et inversement suivant qu'il l'oblige à se rapprocher ou à s'éloigner, dans son fonctionnement, des capacités maxima Ca et Cv.

L'agriculture et l'horticulture fourmillent d'applications de ces considérations théoriques. L'arrivée plus facile ou plus rapide d'une sève brute, riche en sels minéraux, dans un organe, modifie sa structure et le fait développer à bois au détriment de la fructification (arrosage copieux, engrais appropriés, redressement d'un rameau, etc.) ; ces effets sont produits par une augmentation de la capacité fonctionnelle $c'a$ du moment, qui se trouvait inférieure à $c'v$, ou par une augmentation simultanée des deux fonctions, de façon qu'elles se rapprochent le plus possible des capacités $ca = cv$, maxima pour le moment considéré.

L'inverse produit évidemment les effets contraires (arcure, pincement, taille en vert, suppression de racines, transplantation, etc.) ; ici les résultats sont dus à la diminution de la capacité fonctionnelle ca du moment considéré, qui fait passer la plante de l'égalité $ca = cv$ à l'inégalité $ca' < cv$.

Mais si la plupart de ces données sont aujourd'hui bien

connues des physiologistes, elles le sont peu des praticiens. Je ne sache pas, d'ailleurs, qu'elles aient été appliquées d'une façon claire, précise et satisfaisante aux phénomènes produits dans la greffe par les variations de nutrition générale.

C'est cette application que je vais essayer de faire dans le paragraphe suivant :

§ II. — Fonctionnement de la plante greffée (théorie de la greffe).

Pour simplifier le plus possible la théorie, j'examinerai exclusivement le cas des greffes effectuées au collet du sujet ou sur ses racines. Dans ces sortes de greffes seulement, on remplace la totalité de l'appareil assimilateur du sujet par tout ou partie de l'appareil assimilateur d'une autre plante (greffon); et cela, qu'il s'agisse de greffes entre plantes différentes ou de la greffe d'une plante sur elle-même.

Dans les greffes sur tige, il reste toujours une portion de l'appareil assimilateur du sujet, ce qui compliquerait la théorie de la greffe ordinaire. La théorie de ces greffes est la même que celle de la greffe-mixte qui sera étudiée à part dans le chapitre III, car elles n'en diffèrent que par une question de plus ou de moins dans la quantité de chlorophylle fonctionnant dans le sujet plus ou moins indépendamment de la chlorophylle du greffon.

Soient Ca, la capacité fonctionnelle maxima de l'appareil absorbant de la plante servant de sujet;

Cv, la capacité fonctionnelle maxima de son appareil assimilateur;

$C'a$, la capacité fonctionnelle maxima de l'appareil absorbant de la plante qui a fourni le greffon;

$C'v$, la capacité fonctionnelle maxima de son appareil assimilateur.

Ces quantités représenteront la valeur la plus grande qu'elles puissent prendre quand les appareils considérés, entièrement développés, fonctionneront avec le maximum

d'énergie que peuvent posséder l'individu fournissant le sujet et l'individu fournissant le greffon.

Étant donnée la condition fondamentale de toute greffe, que *le greffon doit être placé sur le sujet*, on voit de suite que ces quatre quantités, considérées dans deux plantes déterminées, pourront seulement être combinées deux à deux pour former quatre cas, selon qu'il s'agira de greffer ces deux plantes sur elles-mêmes ou de les greffer entre elles.

Ces quatre cas sont les suivants :

$$1^{\circ}\ \frac{Cv}{Ca};\quad 2^{\circ}\ \frac{C'v}{C'a};\quad 3^{\circ}\ \frac{Cv}{C'a};\quad 4^{\circ}\ \frac{C'v}{Ca}.$$

Mais on peut remarquer que les deux premiers n'en forment en réalité qu'un, puisqu'il s'agit, dans l'un et dans l'autre, de la greffe d'une plante sur elle-même, ce qui est le même cas général.

De même, les deux derniers n'en forment aussi qu'un au point de vue de la théorie générale. Les variations de la greffe $\frac{C'v}{Ca}$ étant connues, il est clair qu'elles devront théoriquement se retrouver dans l'ordre inverse lorsqu'on examinera la greffe $\frac{Cv}{C'a}$ où les conditions sont simplement renversées par rapport à la première.

Il me reste donc à examiner successivement, au point de vue des variations de nutrition générale :

1° Les variations d'une plante de capacités fonctionnelles maxima Ca et Cv, greffée sur elle-même en disposant $\frac{Cv}{Ca}$.

2° Les variations de deux plantes, de capacités fonctionnelles maxima Ca et Cv, $C'a$ et $C'v$ greffées entre elles en disposant $\frac{C'v}{Ca}$, ces plantes étant choisies de telle sorte que le succès de l'opération soit possible.

1er groupe. — VARIATIONS DE NUTRITION GÉNÉRALE D'UNE PLANTE GREFFÉE SUR ELLE-MÊME. — Dans cette catégorie de greffes, les capacités fonctionnelles maxima initiales de la plante ne sauraient être changées par la greffe seule, à moins que le bourrelet consécutif à l'opération ne vienne à rompre cet équilibre d'une façon momentanée ou définitive.

L'étude des greffes de plantes sur elles-mêmes revient donc à celle du bourrelet cicatriciel. Or, le rôle du bourrelet et sa nature diffèrent suivant la structure anatomique des plantes et aussi l'époque du greffage.

Je considérerai d'abord les plantes à tissus herbacés, chez qui les tissus conducteurs sont peu développés par rapport aux parenchymes; puis j'examinerai les végétaux semi-herbacés ou ligneux chez lesquels les tissus conducteurs prédominent sur les parenchymes.

1. Plantes herbacées. — Je prendrai comme type le Haricot noir de Belgique greffé sur lui-même en mai et parfaitement cicatrisé, c'est-à-dire que je choisirai la greffe qui présente le maximum de perfection de soudure que l'on puisse obtenir avec cette plante dans notre climat.

L'étude anatomique du bourrelet (1) montre nettement que les vaisseaux et libers sectionnés dans l'opération ne se rejoignent pas et que, dans l'union définitive, ce sont les tissus conducteurs différenciés dans les tissus cicatriciels qui servent seuls à la conduction des sèves. Or, ces vaisseaux cicatriciels sont moins nombreux au début, de calibre plus petit et irrégulièrement contournés.

Les couches génératrices ont peu de vitalité et cessent de bonne heure de fonctionner. Aussi ces modifications produites par la cicatrisation sont-elles permanentes et leur intensité dépend de l'activité relative des couches génératrices.

(1) L. Daniel, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses.* Rennes, 1896.

Or, on sait que la vitesse avec laquelle l'eau passe dans les tubes capillaires est donnée par la formule :

$$v = \frac{PD^2}{L} \times \text{constante},$$

dans laquelle P représente la force totale qui fait monter l'eau ; D, le diamètre du tube capillaire, et L, sa longueur.

En d'autres termes, la vitesse d'arrivée de l'eau dans un organe, dans les feuilles du greffon par exemple, est directement proportionnelle à la pression exercée et au carré du diamètre du tube capillaire, inversement proportionnelle à sa longueur.

Le temps *t*, mis par la sève brute à arriver aux feuilles, dépend de la vitesse *v* et variera en sens inverse. Plus cette vitesse *v* diminue, plus le temps *t* augmente.

Comme, par le fait même de la disposition contournée et de la nature des vaisseaux cicatriciels dans le bourrelet, D diminue, et L augmente, ce qui contribue à diminuer *v* et, par conséquent, à augmenter *t*.

Si Q et Q′ représentent les quantités d'eau amenées dans une même journée dans deux Haricots possédant des appareils assimilateur et absorbant identiques, mais dont l'un est greffé sur lui-même et l'autre non, on aura toujours $Q > Q'$, si Q′ représente l'eau qui arrive aux feuilles du Haricot greffé.

C'est donc le bourrelet qui cause en grande partie la concentration de la sève brute dans l'élaboration, puisque l'eau arrive plus lentement dans les feuilles. Mais cette concentration n'est point due à l'arrêt de la sève élaborée par le bourrelet, comme on le prétend. Un pareil arrêt n'est possible que si les tubes criblés laissent passer plus difficilement cette sève, grâce à leur forme contournée et irrégulière. Or, ces tubes criblés communiquent latéralement par des cloisons grillagées. Pour que l'arrêt de la sève élaborée soit effectif, il est nécessaire que le nombre des tubes soit moindre ou que des travées de parenchyme cicatriciel soient interposées

entre eux. Cela a souvent lieu en effet, de telle sorte que, dans beaucoup de cas, la sève élaborée passe un peu plus lentement du greffon dans le sujet.

Si cet arrêt de la sève élaborée existait seul, il aurait pour résultat direct, non de produire une concentration de la sève, mais de saturer d'eau les tissus du greffon, qui passerait ainsi très rapidement à l'état de réplétion aqueuse.

Mais il n'en est rien, par suite de la diminution de l'arrivée de la sève brute qui tend à produire la dessiccation du greffon.

Les deux effets se compensent en partie, mais en partie seulement. On a toujours $d > d'$, si d représente la perte d'eau par l'insuffisance des communications vasculaires et d' la saturation produite par l'insuffisance des communications libériennes.

Cette différence augmente avec les dimensions respectives du sujet et du greffon; elle atteint son maximum au moment du complet développement de la plante greffée (1).

Ceci posé, voyons comment le Haricot greffé, gêné dans sa nutrition générale par son bourrelet, devra se comporter dans le milieu parfait et dans le milieu imparfait variable.

a. *Milieu parfait.* — Si l'on suppose le Haricot placé dans un milieu parfait, étant donné que dans une plante identique non greffée les capacités fonctionnelles du moment seraient $ca = cv$, cette égalité sera, du fait du bourrelet, remplacée dans le greffon par l'inégalité $c'a < cv$, puisque, d'après les calculs précédents, tout se passe pour le greffon comme si l'absorption du sujet devenait moindre.

Cette même égalité, toujours à cause du bourrelet, sera transformée pour le sujet en une inégalité de sens contraire,

(1) Ces considérations s'appliquent non seulement aux plantes herbacées mais encore aux végétaux ligneux, où cette différence augmente d'année en année à cause du bourrelet de plus en plus développé, dans le cas où l'on a $C'v > Ca$. [Voy. plus loin relations (2) et (*b*) en milieu parfait ou imparfait.] Elles ne s'appliquent plus dans le cas où l'on a $C'v < Ca$, lorsque d devient plus petit que d' [relations (3) et (*c*)].

$ca > c'v$, puisque toute l'eau absorbée par le sujet ne sera pas enlevée par le greffon.

Le greffon se trouve donc placé dans les conditions du cas α de la plante normale végétant en sol sec; le sujet reste placé dans les conditions de la plante normale végétant en sol humide.

La plante normale peut lutter contre ces conditions défavorables et ramener ses fonctions à un équilibre fonctionnel momentané en développant inégalement ses appareils.

La plante greffée n'a pas cette ressource. En effet, la sève élaborée est moins riche en produits plastiques dès l'instant que la sève brute arrive en moindre quantité. Les produits plastiques qu'elle pourrait contenir, retenus plus longtemps au niveau du bourrelet, ne peuvent donner l'augmentation d'appareil absorbant que réclame le greffon. De même, ils ne peuvent amener l'augmentation de l'appareil assimilateur que réclame le sujet.

D'ailleurs, en admettant que ce double résultat pût être atteint, un tel accroissement ne ferait qu'augmenter les différences fonctionnelles au lieu de les atténuer comme dans la plante normale. Donc, il serait nuisible.

On peut donc dire que dans le Haricot, à la suite de la greffe en fente, la partie sujet et la partie greffon de la même plante sont dans des conditions biologiques bien différentes : la première est exposée à la réplétion aqueuse et à la pourriture; la seconde, à la dessiccation.

La vie ne peut se maintenir que si les différences ne sont pas trop exagérées, mais avec toutes les conséquences de chaque changement de milieu.

Ainsi s'expliquent naturellement les faits que j'ai observés dans la greffe du Haricot et de diverses plantes herbacées sur elles-mêmes : la formation exclusive d'amidon dans le greffon, conformément à la loi de Pfeffer, et l'absence totale de cette substance dans le sujet; la diminution de taille à la fois dans le sujet et dans le greffon; l'affaiblissement différent des deux parties greffées dans la résistance aux parasites (Insectes,

Mollusques, etc., pour le greffon, et Champignons pour le sujet); la floraison avancée par la souffrance du greffon; l'influence de l'époque du greffage au point de vue de la maturité des fruits. La maturité des fruits n'aura lieu que si la plante peut emmagasiner, dans le cours de son existence, une quantité de chaleur q. Si le retard causé par la cicatrisation, dans cette absorption de chaleur, se produit au début du printemps, la perte de chaleur sera moindre que dans l'été par exemple, et l'avance produite par la souffrance du greffon pourra ne pas compenser cette perte de calorique.

Le degré d'intensité avec lequel se manifestent les phénomènes causés par le bourrelet, suivant la nature des plantes, s'explique aussi facilement.

J'ai montré que l'amidon est extrêmement abondant dans le Lis greffé sur lui-même, qui est presque aussi riche en amidon qu'un tubercule. Encore très abondant dans les greffons du Haricot, il l'est beaucoup moins dans ceux du *Tagetes*, par exemple.

L'étude anatomique comparée montre immédiatement que dans la greffe du Lis la reprise est très imparfaite et seulement cellulaire, puisqu'il n'y a pas de couche génératrice interne. Dans les *Tagetes*, la couche génératrice interne est plus active que celle du Haricot; elle produit un bourrelet plus riche en vaisseaux de cicatrisation assurant mieux la conduction de la sève brute, etc.

Les résultats observés sont donc bien conformes à la théorie.

b. *Milieux variables imparfaits.* — Voilà ce qui se passe quand les milieux sont le plus favorables à l'absorption et à l'assimilation.

Supposons maintenant que le milieu d'absorption devienne plus sec. Le sujet souffrira moins de l'excès d'eau, mais en revanche le greffon sera placé dans un milieu plus sec encore. Ainsi se comprend que la taille du greffon soit d'autant plus petite que le sol est plus sec et que le milieu aérien est

plus sec et plus éclairé ; que toutes les conséquences déduites précédemment augmentent en intensité dans le greffon et diminuent dans le sujet.

Admettons maintenant que le milieu aérien varie seul, que la lumière soit moins intense et que l'humidité augmente. Il peut se faire alors que dans le greffon $c'a$ devienne égal à $c'v$. Le greffon se trouve alors placé dans de bonnes conditions, comme dans la relation (2) du cas γ de la plante normale. Sa taille sera la plus élevée possible dans le cas de greffe, mais restera toujours inférieure à la taille maxima T et sa fructification sera moindre que F.

Lorsque ces conditions s'accentuent, on aura $c'a > c'v$ dans le greffon. A partir de ce moment, il se trouve en milieu humide (cas β de la plante normale) et il en présente les conséquences.

Mais comme ces conditions sont essentiellement défavorables au sujet qui se trouvait à l'avance dans un milieu humide, c'est le sujet qui manifeste le premier sa gêne et présente le plus rapidement les symptômes de la réplétion aqueuse. C'est donc lui qui doit pourrir le premier, puisque la résistance R' à la réplétion aqueuse est la même pour le sujet et le greffon, dès l'instant qu'il s'agit de parties différentes d'une même plante.

Ainsi s'explique la pourriture du sujet seul dans la greffe sur elles-mêmes de jeunes plantules de Citrouille, de Balsamine, de Soleil, de Haricots, etc., quand on maintient ces greffes à l'étouffée pendant l'union définitive, tout comme pendant l'union provisoire.

L'inégalité, suivant les plantes, du coefficient de résistance R' montre pourquoi la pourriture du sujet, vulgairement la *fonte*, se produit plus vite dans les greffes de Citrouille que dans celles des *Helianthus* ou des Haricots. Mais cette inégalité n'intervient pas seule ; il faut tenir compte aussi de la durée de la cicatrisation qui impose, pendant un temps plus ou moins long, le maintien sous cloche des plantes greffées, dans le procédé ordinaire des jardiniers.

J'ai évité la fonte du sujet en maintenant, pendant l'union provisoire et les débuts de l'union définitive, le sujet à l'air libre et le greffon à l'étouffée de moins en moins complète.

Si la résistance R′ est assez grande, la greffe se maintient sans pourrir, mais alors apparaissent dans le greffon les caractères de la vie en milieu humide : jaunissement et rougissement des feuilles, pourriture des méristèmes, des boutons à fleurs, retard dans la fructification, apparition de Moisissures, etc.

Si l'on suppose enfin que le milieu d'absorption et le milieu aérien varient simultanément, il est facile de se rendre compte que les effets étudiés ci-dessus se combineront de façon à augmenter ou à atténuer les influences constatées.

Aussi on peut conclure théoriquement, ce qui est conforme à l'expérience, que *la greffe d'une plante herbacée faite sur elle-même détermine toujours des variations de nutrition générale qui établissent un antagonisme plus ou moins marqué entre la partie sujet et la partie greffon. Cet antagonisme amènera toujours une diminution de taille et une diminution de la résistance aux parasites, quand il n'amène pas une mort rapide des plantes associées.*

2. Plantes semi-herbacées et plantes ligneuses. — Tout ce que je viens de dire pour les plantes herbacées, à couches génératrices peu actives, va s'appliquer aux plantes semi-herbacées et aux plantes ligneuses, mais seulement dans les premiers temps de l'union définitive, tant que les variations causées par le bourrelet dans l'ascension de la sève brute se feront sentir.

L'étude anatomique comparative de greffes de ce genre d'âge différent montre très clairement que, grâce au fonctionnement persistant des couches génératrices, de nouvelles couches de tissus conducteurs s'ajoutent constamment aux anciens.

Or, ces couches cessent, au bout d'un certain temps,

d'être soumises aux causes qui les rendaient irrégulières. Les cavités dues à l'opération sont remplies; la pression exercée par les lèvres du sujet et par la ligature qu'on a enlevée cesse d'agir sur le développement des vaisseaux qui vont, au bout d'un temps variable suivant la plante et la perfection de l'opération, reprendre peu à peu leur régularité.

Comme il s'agit d'éléments anatomiques produits par une même plante, ces éléments auront alors la même structure dans toute leur étendue, aussi bien dans la partie sujet que dans la partie greffon, et ils finiront ainsi par ne plus être déviés au niveau de la greffe.

On sait que les bois et libers anciens ont un pouvoir conducteur de plus en plus réduit : ce sont les tissus nouveaux qui sont presque exclusivement chargés de la conduction des liquides.

On conçoit donc que la circulation des sèves puisse, chez ces plantes, redevenir de plus en plus régulière après la greffe, au fur et à mesure du fonctionnement des couches génératrices, pour arriver à reprendre son cours normal. Le rôle du bourrelet est alors fini et la plante greffée se comporte comme si elle ne l'était pas.

Même si les conditions extérieures sont encore suffisamment favorables, ce qui dépend beaucoup de l'époque du greffage et de la durée de la cicatrisation, on comprend que la plante greffée sur elle-même puisse regagner le temps perdu et acquérir finalement la taille ordinaire des témoins.

Ces remarques s'appliquent tout particulièrement aux plantes ligneuses dont les couches génératrices très actives fonctionnent chaque année et longtemps. Comme ce son les greffes ligneuses que l'on a surtout étudiées jusqu'ici, on s'explique qu'on ait pu affirmer que la greffe d'une plante sur elle-même n'amenait aucune modification.

Par le fait, il n'en est jamais ainsi dans les greffes herbacées, non plus qu'au début des greffes de plantes ligneuses.

surtout dans celles où le greffon est de petite taille par rapport au sujet. Cette condition amène en effet une inégalité de début $ca > c'v$ entre l'appareil absorbant et l'appareil assimilateur qui ne disparaît qu'après plusieurs années de greffe. Mais, à la longue, la plante ligneuse greffée sur elle-même reprend son développement régulier, à condition toutefois que l'exécution matérielle de l'opération n'ait rien laissé à désirer.

2e Groupe. — Variations de nutrition générale produites dans des plantes différentes greffées entre elles. — Quand on greffe entre elles des plantes différentes, les choses pourront se compliquer considérablement, parce qu'aux changements produits comme précédemment par le bourrelet, se combineront ceux qu'amènent les différences plus ou moins marquées qui existeront entre les capacités fonctionnelles du sujet et du greffon.

En effet, aussitôt formée, l'association possède un appareil absorbant dont la capacité fonctionnelle maxima était Ca avec un appareil assimilateur de capacité Cv, mais qui sera désormais commandée par un appareil assimilateur différent de capacité fonctionnelle maxima $C'v$.

Voyons comment va fonctionner cette association $\frac{C'v}{Ca}$ dans le milieu parfait, où la plante fournissant le greffon pourrait acquérir une taille maxima T, donner une fructification totale F au bout d'un temps t, et où la plante sujet aurait une taille différente θ.

J'examinerai ensuite ce qui se passera pour la même association dans un milieu variable imparfait.

1. Milieu parfait. — Les relations finales qui relient $C'v$ et Ca, dans les conditions les plus favorables, sont forcément l'une des trois suivantes :

$$(1)\quad C'v = Ca;$$
$$(2)\quad C'v > Ca;$$
$$(3)\quad C'v < Ca.$$

Mais comme, au moment de la greffe, ni l'une ni l'autre des deux plantes associées ne fonctionne avec les capacités maxima, ces relations seront, à ce moment, représentées par d'autres capacités plus petites, qui seront dans les mêmes rapports et pourront s'écrire en supposant que, comme précédemment, on considère deux plantes greffées de façon que l'appareil assimilateur du greffon corresponde comme valeur à l'appareil absorbant du sujet.

$$(a)\quad c'v = ca;$$
$$(b)\quad c'v > ca;$$
$$(c)\quad c'v < ca.$$

L'existence simultanée des relations (1), (2) ou (3) avec les relations correspondantes (a), (b) ou (c) élimine les cas de sujets et de greffons de taille inégale ou qui seraient greffés au moment où ils auraient perdu en totalité ou en partie la faculté de reproduire la partie de l'appareil végétatif à laquelle ils correspondent ou seraient incapables d'en remplir efficacement les fonctions (bourgeons à fleurs, branches étiolées, racines tuberculeuses, etc.).

Ces cas particuliers seront étudiés avec les cas généraux auxquels ils peuvent correspondre.

Relations (1) et (a). — Le greffon et le sujet ont les mêmes capacités fonctionnelles initiales (a) et appartiennent à deux plantes ayant les mêmes capacités fonctionnelles maxima (1).

Ce cas peut évidemment se rencontrer, mais il est fort rare, étant donné ce que j'ai déjà fait remarquer, que deux plantes sont toujours plus ou moins différentes entre elles.

Lorsque les conditions des relations initiale (a) et finale (1) se trouvent réalisées, on retombe exactement dans le cas de la plante greffée sur elle-même et dont j'ai examiné les va-

riations. Ici encore la greffe pourra produire des variations dues à l'existence permanente du bourrelet dans les plantes herbacées. Dans les plantes ligneuses et semi-herbacées, ces variations, temporaires et limitées au début de la greffe, s'atténueront de plus en plus avec l'âge et finiront par disparaître.

Je puis citer, parmi les exemples bien nets de ce cas, la greffe du Haricot noir de Belgique sur Haricot flageolet nain dans les plantes herbacées; la greffe du Chou de Tours sur le Chou de Rennes pour les plantes semi-herbacées, et diverses greffes de Poirier ou de Pommier sur franc pour les végétaux ligneux.

Relations (2) et (*b*). — Les capacités fonctionnelles initiale (*b*) et finale (2) des deux plantes sont différentes : celles du greffon sont plus grandes que celles du sujet :

La différence entre ces capacités fonctionnelles peut tenir à une question de structure (membranes osmotiques, nombre et diamètre des vaisseaux) ou à une question de diastases dans les plantes bisannuelles et vivaces.

Ces deux différences peuvent exister d'ailleurs séparément ou concurremment, s'ajouter ou se compenser plus ou moins.

Au point de vue de la théorie, qu'elles soient réunies ou séparées, concordantes ou discordantes, le raisonnement sera le même. Remarquons simplement que si les différences sont dues uniquement aux diastases, l'inégalité dans la relation (*b*) sera intermittente, très accusée au début et à la fin des périodes de végétation active, beaucoup moins entre ces deux termes extrêmes (1).

(1) Si cette question de diastases était le seul obstacle au bon fonctionnement d'une greffe, on pourrait le faire disparaître ou au moins l'atténuer en employant le procédé suivant, assez analogue à celui qui me sert pour éviter la pourriture du sujet. Il suffirait de placer le sujet et le greffon dans deux milieux différents en tant que température, de façon à avancer la plante tardive et à retarder la plante précoce ; en un mot, faire pour la greffe ce que l'on fait pour la culture de la Vigne en serre, où l'appareil

Seule l'inégalité de structure produit des effets permanents et de même sens pour un même appareil.

Ceci posé, comme le greffon commande l'absorption du sujet qui ne peut, par sa nature même, suffire aux besoins de ce greffon, celui-ci va se trouver aussitôt dans les conditions de la plante normale végétant en sol sec (cas α).

Comment va-t-il lutter contre cette situation anormale? Le fera-t-il de concert avec le sujet ou bien les deux plantes lutteront-elles séparément et d'une façon discordante?

Ici encore les conditions diffèrent suivant qu'il s'agit des végétaux herbacés ou des végétaux semi-herbacés et ligneux.

Dans les premiers, le bourrelet persiste toujours avec toutes ses conséquences, tandis que dans les seconds il se modifie progressivement par le jeu normal des couches génératrices.

Il y a donc lieu d'examiner séparément ces deux catégories de greffes.

1re Catégorie. — *Greffes herbacées dans lesquelles on a* $C'v > Ca$. — Les effets du bourrelet étant les mêmes que dans la greffe d'une plante herbacée sur elle-même, il n'y a pas lieu de les discuter à nouveau.

Il reste à étudier les variations produites par l'inégalité du début $c'v > ca$. Évidemment, les effets produits sur le greffon seront ceux étudiés dans le cas α de la plante normale, si les deux plantes diffèrent seulement par rapport à l'absorption de l'eau. Ces effets seront plus accentués que dans la greffe de la plante herbacée sur elle-même. En revanche, les effets produits par la greffe sur le sujet, placé par le bourrelet dans le cas β de la plante normale, seront atténués dans une large mesure.

Il peut arriver que, par le fait d'une différence osmotique des membranes, l'absorption du sujet n'amène pas dans le

absorbant est en dehors de la serre pendant que l'appareil assimilateur est à l'intérieur, à une température plus élevée.

greffon tous les sels qui sont nécessaires à son développement. Des modifications spéciales en seront la conséquence (1), dans la taille, la structure et la saveur.

Donc, dans le milieu parfait, les effets du bourrelet et de l'inégalité $C'v > Ca$ s'ajoutent en grande partie pour augmenter les souffrances de l'association, diminuer la résistance propre des associés et parfois amener leur mort.

Quand la symbiose persiste, la taille T du greffon est diminuée, et le plus souvent aussi celle du sujet. La fructification totale f est moindre que F et la floraison plus rapide. Ces effets sont plus marqués que dans la greffe de la plante herbacée sur elle-même, et ils sont en rapport avec la valeur absolue de l'inégalité $C'v > Ca$.

Ainsi s'expliquent les résultats fournis par diverses greffes de Haricots, en particulier celle du Haricot de Soissons gros sur Haricot noir de Belgique.

2e Catégorie. — *Greffes semi-herbacées ou ligneuses dans lesquelles on a $C'v > Ca$.* — Dès l'instant que la structure des tissus conducteurs du sujet et du greffon est différente, il y aura forcément un bourrelet ; mais ce bourrelet ne restera pas stationnaire comme dans le cas précédent des plantes herbacées. Les couches génératrices, continuant à fonctionner, accuseront de plus en plus l'inégalité de structure

(1) M. Dassonville a tout récemment montré que cette action des sels et leurs proportions relatives amènent dans les plantes normales des modifications de structure plus ou moins profondes et variables avec les espèces considérées (Voy. *Revue générale de Botanique*, 1896 et 1898).

On sait d'autre part en horticulture que les phosphates favorisent grandement la floraison quand ils sont donnés à la plante au moment propice (engrais florigènes) et que les azotates ont une influence marquée sur le développement de l'appareil végétatif (engrais feuillogènes).

Dans le cas de greffe en milieu parfait, le greffon n'a aucun avantage à retirer d'un apport plus considérable de sels, ou d'un changement dans leur nature. Mais il n'en est plus de même quant aux désavantages ; si les sels arrivent en moindre quantité ou sont choisis par les membranes du sujet de telle façon que le greffon se trouve transporté, par le fait du sujet, du milieu parfait dans un milieu imparfait beaucoup moins favorable à l'exercice de ses fonctions, il est clair que ses souffrances seront augmentées d'autant.

entre le sujet et le greffon et ses effets sur la répartition générale des sèves.

Comme cette catégorie de greffes est une de celles qui se trouvent réalisées le plus fréquemment, je l'étudierai plus en détail.

Elle comprend trois sortes de greffes :

1° Celles dans lesquelles le greffon possède, au début de la greffe, un appareil assimilateur sensiblement égal, comme énergie vitale et taille relative, à l'appareil absorbant du sujet ;

2° Celles dans lesquelles le greffon est constitué par un œil ou un rameau plus petit que la racine sujet ;

3° Celles dans lesquelles le sujet et le greffon ont la même taille, mais dont le sujet, modifié en vue d'une autre fonction, a perdu en partie ses facultés d'absorption.

1° *Le greffon et le sujet, de même énergie vitale, ont sensiblement la même taille au début de la greffe.* — Dès le début de la greffe, l'inégalité $C'v > Ca$ amène un fonctionnement anormal du greffon, tout comme dans le cas des greffes herbacées et pour les mêmes raisons.

Mais tandis que, dans les plantes herbacées, les couches génératrices cessent de fonctionner de bonne heure et déterminent rapidement une inégalité maxima, qui ne peut plus croître à partir de ce moment, dans les plantes ligneuses ou semi-herbacées, les couches génératrices continuent à fonctionner et plus les tissus conducteurs augmenteront d'épaisseur, plus le bourrelet s'accentuera.

En effet, le développement des deux plantes est forcément inégal ; les éléments plastiques fabriqués par le greffon se transforment en tissus différents dans les deux plantes. Cela continue ainsi jusqu'à ce que la différence finale $c'v > ca$ arrive à dépasser la limite d'équilibre entre l'absorption et l'émission de l'eau par l'association (dessiccation du greffon).

Quand cette limite n'est pas atteinte, ce qui dépend de la valeur de l'inégalité $c'v > ca$, la symbiose persiste, mais

alors la taille du greffon reste encore inférieure à T et sa fructification totale inférieure à F.

Il ne faut pas confondre la diminution de la fructification totale, le grossissement du fruit et la valeur relative de la fructification annuelle, comme on le fait trop souvent. Ces effets sont simultanés et la conséquence les uns des autres.

Par le fait de l'arrivée moindre de l'eau dans le greffon, les réserves y apparaissent plus vite et en quantité plus grande (cas α de la plante normale) : ce sont là des conditions qui favorisent la fructification en général et le développement de chaque fruit en particulier. Mais la fructification totale d'une plante ligneuse greffée ne sera pas plus considérable pour cela. Le volume des fruits augmente et quelquefois leur nombre, mais la production s'arrête beaucoup plus vite puisque le greffon meurt beaucoup plus tôt que s'il était resté franc de pied (1).

2° *Le greffon et le sujet possèdent même énergie vitale au début de la greffe, mais la taille du greffon est beaucoup plus petite que celle du sujet.* — C'est le cas de la plupart des greffes en écusson (2), des greffes en fente, en couronne, etc.,

(1) On pourrait objecter que, par greffes successives de la même variété, on arriverait à faire produire indéfiniment des fruits à un même arbre, comme le Poirier, et à rendre ainsi la fructification totale aussi grande que possible. En admettant que le fait fût possible, l'objection ne serait pas sérieuse. L'on pourrait aussi bien bouturer le franc qui produit la greffe, et prolonger dans les mêmes conditions sa fructification, dont le produit total serait toujours supérieur, à cause de la taille plus élevée et du remplacement moins fréquent, à celui des greffons. Ce dernier ne peut en effet fructifier aussi longtemps, comme je viens de le démontrer, que le franc de pied. Les effets de greffes répétées sur une même variété s'accumuleront forcément à la longue pour la transformer et la faire disparaître avec d'autant plus de rapidité que ses souffrances seront plus vives. On s'explique ainsi facilement l'usure des variétés par la greffe, ou mieux leur transformation ; il y aurait intérêt, pour les conserver, à les cultiver bouturées.

(2) Bien entendu, j'entends ici les greffes en écusson où l'on a supprimé totalement l'extrémité du sujet au voisinage de l'écusson de façon que celui-ci reçoive toute la sève brute. Si la section n'a pas été faite, la sève brute arrive en plus faible quantité à l'écusson qui se développe peu et ne ressent point les effets de l'inégalité $Cv > Ca$. Il prend alors les dimensions de tout œil latéral du sujet qui occuperait sa position. La théorie que j'expose ici ne saurait lui être appliquée.

Il y a lieu encore de tenir compte de la place qu'occupe l'écusson au

exécutées sur les végétaux ligneux. C'est celui qui a été jusqu'ici le mieux étudié en pratique et c'est aussi le plus embrouillé peut-être, étant donnés les résultats souvent contradictoires qui ont été rapportés.

A cause de l'inégalité de dimension entre les deux appareils, les différences finales $C'v > Ca$ n'entraînent plus fatalement l'inégalité de début $c'v > ca$. Au contraire, le sujet fournira autant de sève que le greffon lui en demandera, jusqu'à ce que la taille de celui-ci soit devenue telle que sa capacité fonctionnelle $c''v$ soit égale à la capacité fonctionnelle maxima qu'il prendrait dans un milieu parfait d'absorption d'eau avec son appareil absorbant propre $c''a$ correspondant à sa taille. L'on a donc l'inégalité inverse $c'v < ca$.

Par conséquent, pendant toute cette période, le sujet reste dans les conditions du cas β de la plante non greffée, mais il tend de plus en plus à se rapprocher des conditions de sa vie normale au fur et à mesure qu'augmente la taille du greffon.

Celui-ci, pendant la même période, fonctionne avec la capacité maxima correspondant à sa taille, si la soudure est parfaite ; mais, par suite de l'état du sujet, il reste lui-même dans les conditions du cas β de la plante normale et pousse à bois d'une façon d'autant plus marquée que l'eau lui est fournie plus en excès.

Dans ce cas, le bourrelet ne nuit pas au greffon, car le retard dans l'arrivée de la sève qu'il peut causer est bien dépassé par la richesse de la sève brute fournie et la plas-

début de l'opération, car la sève brute ne lui arrivera pas de la même manière. Placé entre deux yeux, il est baigné seulement par la sève élaborée jusqu'au développement complet des vaisseaux cicatriciels, puisque les courants latéraux de la sève brute sont très faibles. Il est mieux situé à la place d'un œil, parce qu'alors il reçoit la sève brute qui s'écoule par la blessure de l'œil enlevé. Aussi on conçoit que la reprise soit plus facile, et que le premier prenne plus facilement quand, par l'arcure du sujet ou sa taille préparatoire, on change au profit de l'écusson la répartition de la sève brute. On pourrait faire les mêmes remarques pour la greffe de côté sous écorce, le placage, etc. Ces divers cas rentrent dans la greffe-mixte, tant que le *sevrage* complet n'est pas effectué.

ticité consécutive plus grande de la sève élaborée, se différenciant en tissus destinés presque exclusivement à l'accroissement du greffon en vue du rétablissement de l'équilibre entre l'absorption et l'émission de l'eau.

Si cet équilibre n'arrive pas suffisamment vite par suite d'une soudure défectueuse, des troubles vitaux très préjudiciables apparaissent dans le sujet. Sa croissance étant retardée et ses facultés absorbantes du moment utilisées en partie seulement, les poils absorbants s'usent sans être remplacés aussi régulièrement ; par conséquent, l'absorption diminue. Évidemment, ces poils seront facilement remplacés quand les besoins du greffon augmenteront. Mais comme ces besoins deviennent faibles par suite de l'insuffisance de la soudure, les écorces durcissent et déterminent une pression de plus en plus élevée, très nuisible au greffon et au sujet, même quand l'égalité $c'v = ca$ vient à être atteinte.

Ces désordres dans l'association sont d'autant plus marqués que la vigueur propre de la branche greffon est moindre et ils peuvent amener la réplétion aqueuse du sujet et la mort du tout après un envahissement progressif et rapide des parasites végétaux (Lichens, Mousses et Champignons) qui profitent de la diminution des résistances de chaque plante.

Ainsi s'expliquent les mauvais résultats de la greffe des branches fruitières placées sur l'axe principal.

On conçoit aussi pourquoi l'incision longitudinale du sujet dans des greffes ainsi durcies produit les meilleurs résultats puisqu'elle annihile complètement la tension exagérée de l'écorce.

Cette discussion explique encore pourquoi la greffe des vieux arbres réussit mieux avec plusieurs greffons, ou quand on laisse au sujet des pousses feuillées qu'on enlève progressivement après la reprise définitive (1).

Lorsque le développement du petit greffon a été suffisam-

(1) Faits connus depuis longtemps. (Voy. *Ménage des champs et Jardinier françois accommodez au goust du temps*, Paris, 1711.)

ment rapide pour amemer à temps l'égalité $c'v = ca$, l'association va se comporter comme les greffes précédemment étudiées où le greffon et le sujet étaient de même taille ($C'v > Ca$ et $c'v > ca$).

Mais il y aura cependant une différence : la capacité fonctionnelle des deux plantes sera moindre à ce moment que celle des mêmes plantes greffées avec des appareils égaux ; le sujet, pendant la période de croissance du greffon, destinée à amener l'égalité, perd une partie de son pouvoir absorbant qu'il ne saurait reprendre de suite à cause de son durcissement.

En un mot, les effets de l'inégalité $Cv > Ca$ seront plus accentués dans le mode de greffage avec un greffon plus petit que le sujet. Comme ils portent sur la taille, la fructification plus rapide, il peut se faire que l'on ait intérêt à employer ce mode de greffage : c'est le cas des arbres fruitiers de nos jardins.

Mais l'exagération de ces phénomènes étant nuisible à la durée des arbres, on a, au contraire, intérêt à les éviter pour le Pommier et le Poirier à cidre par exemple. Aussi doit-on employer de préférence la greffe sur jeunes scions d'un an qui réduit au minimum les effets de l'opération. Le succès plus grand de ces greffes se comprend d'ailleurs tout naturellement d'après ce que je viens de dire ; il en est de même de la greffe avec plusieurs greffons, sur vieux arbres ; la différence $cv > ca$ est en effet réduite par ces procédés.

Je vais examiner maintenant diverses bizarreries de greffe, jusqu'ici considérées comme inexplicables ; pourquoi, par exemple, les pousses du début sont plus vigoureuses dans la greffe du Poirier sur Coignassier que dans la greffe du même Poirier sur franc, lorsque par la suite c'est l'inverse qui se produit? pourquoi une plante A qui ne peut se greffer directement sur une plante C réussit à vivre sur cette plante quand l'on prend pour intermédiaire une plante B. Enfin j'étudierai les effets du surgreffage.

Les pousses plus belles du Poirier sur Coignassier et l'arrêt ultérieur de sa végétation sont dus aux variations de l'inégalité $Cv < Ca$ qui, au début de la greffe, donne lieu à l'inégalité de sens contraire $c'v < ca$, pour arriver à l'égalité $c'v = ca$ et ensuite à l'inégalité $c'v > ca$ quand la taille du greffon dépasse celle du sujet.

Je viens de démontrer que sujet et greffon se trouvent au début dans les conditions du cas β de la plante normale en milieu parfait. L'excès d'eau et la souffrance consécutive sont donc d'autant plus grandes que l'inégalité $c'v < ca$ est plus grande en valeur absolue. J'ai fait voir que la valeur de cette inégalité dépend de l'âge de la greffe ; elle est d'autant plus grande que la greffe est plus récente et que le greffon est de plus petite taille par rapport au sujet.

Mais ce n'est pas tout. La valeur de l'inégalité dépend encore de la valeur relative initiale de chacun de ces termes, qui sont sous l'étroite dépendance de la valeur relative des termes de l'inégalité finale $C'v > Ca$. Plus celle-ci est grande, plus l'inégalité de début est petite, puisqu'elle est inverse de la première. Le greffon compense en partie la faiblesse de sa taille par une capacité fonctionnelle propre plus grande, tandis que le sujet compense l'excès de ses dimensions par une capacité fonctionnelle plus petite. Les deux variations s'ajoutent donc pour diminuer la valeur absolue de l'inégalité $c v > ca$.

Donc, plus l'inégalité $C'v > Ca$ sera élevée en valeur absolue, moins les souffrances du début seront grandes dans le greffon et plus sa croissance sera rapide jusqu'à ce que l'inégalité se transforme en égalité. A partir de ce moment, l'inégalité change de sens et amène au contraire des souffrances d'autant plus vives que l'inégalité $C'v > Ca$ sera plus grande en valeur absolue.

Ces considérations expliquent très simplement le cas du Poirier greffé sur Coignassier ou sur franc.

La différence $C'v > Ca$ du Poirier greffé sur Coignassier est plus grande en valeur absolue que la différence $C'v > Ka$

du Poirier placé sur franc. Donc la souffrance du début doit être moins vive dans la première greffe et les pousses plus vigoureuses que dans la seconde. C'est l'inverse dans la suite du développement, et la théorie est d'accord avec l'expérience. Ce que l'on considère comme une *anomalie* est absolument *rationnel*.

L'arrivée de l'eau dans le greffon suffit, comme on le voit, à expliquer certains phénomènes. Pour d'autres, tels que ceux de la structure variant avec la nature des sujets, il faut faire intervenir l'osmose qui change suivant les sujets. On conçoit que tel sujet laissera passer tel sel que ne prenait pas le greffon, ou empêchera l'arrivée de tel autre : les proportions relatives des sels absorbés pourront même varier. Or, on sait quel rôle important jouent les sels dans la structure d'une plante donnée, qui voit ainsi augmenter ou diminuer sa conduction par l'épaississement de ses appareils, leur développement plus réduit ou augmenté.

C'est de cette façon seulement qu'on peut expliquer la différence de structure entre les bois d'une même variété de Poirier greffée comparativement sur Coignassier et sur franc. L'examen histologique des deux bois permettrait de discerner la nature des différences osmotiques dans les deux greffes, si l'on connaissait préalablement l'action de chaque sel sur le Poirier.

Comme le bois du Poirier greffé sur franc est plus dense, plus dur et moins cassant que le bois de ce même Poirier greffé sur Coignassier, il faut en conclure que les différences que devrait amener la disette d'eau sont victorieusement combattues par l'action des sels amenés par le sujet Coignassier.

Examinons maintenant le cas d'une variété A de Poirier qui donne de mauvais résultats sur un sujet C de Coignassier, mais qui y réussit si on la greffe sur un Poirier B, préalablement greffé sur Coignassier.

D'après la théorie précédente, il est clair que les deux bourrelets devraient amener des résultats plus mauvais qu'un seul, puisqu'ils augmentent chacun la valeur de l'inégalité $c'v > ca$, en empêchant successivement la sève brute de pénétrer aussi facilement dans le greffon. La sève brute ne change pas comme qualité à son passage dans les bourrelets, car B est un simple intermédiaire sous ce rapport, puisque les vaisseaux sont des tubes, contournés il est vrai, mais continus. L'absorption reste en définitive commandée par le greffon, indépendamment de l'intermédiaire sous le rapport de la qualité, mais sous sa dépendance au point de vue de la quantité.

Or, non seulement les mauvais résultats ne sont pas accentués, mais ils disparaissent en partie. Il semblerait donc que la théorie soit en défaut. Il n'en est rien cependant.

Le résultat meilleur produit par l'intermédiaire B peut tenir à ce que le Coignassier C contient dans sa sève élaborée un produit nuisible au Poirier A, directement ou par réaction. Dans la greffe unique, ce produit passera directement par osmose dans le greffon et le fera mourir. Il suffit pour cela que les membranes des cellules de celui-ci soient osmotiques pour la substance considérée.

Le même phénomène se produirait si A contient dans sa sève élaborée un produit nuisible à C.

Avec la greffe intermédiaire de B sur C, puis de A sur B, le produit nuisible ne peut arriver à A ou à C que par l'intermédiaire de B. Il suffit, pour qu'il n'ait plus d'action sur A ou sur C, que les cellules libériennes et le parenchyme de B ne soient pas osmotiques pour cette substance. C'est la seule explication possible d'un bon résultat obtenu à la suite de surgreffes quand l'on a dans les deux greffes successives l'inégalité $c'v > ca$ (1).

La théorie de ce cas $C'v > Ca$, commun dans le surgreffage,

(1) Dans les greffes intermédiaires réalisant l'inégalité $c'v < ca$, la double greffe peut amener la réussite plus facile en ralentissant l'arrivée de la sève brute, ainsi qu'on le verra plus loin.

permet encore de comprendre les effets de la greffe répétée sur une même variété.

Comme dans le cas précédent, le seul changement possible, c'est le retard plus marqué de la sève brute, puisqu'il s'agit de l'ascension de la sève brute dans des tubes capillaires sous l'influence d'une même poussée osmotique du sujet.

Si les reprises successives sont parfaites, elles entraînent une augmentation de la différence $c'v > ca$. Cette augmentation est plus prononcée encore avec une reprise insuffisante.

Les phénomènes produits par la seconde greffe accentueront donc les effets de la première. Ainsi s'expliquent la diminution de plus en plus marquée de la taille, de la vigueur et la fructification de plus en plus rapide ainsi que l'épuisement prématuré du greffon, etc.

Lorsque l'on surgreffe avec des variétés différentes, présentant les mêmes rapports, les mêmes effets se retrouvent, à moins que l'on ne retombe dans le cas précédent où les sèves élaborées interviennent dans le résultat final.

3° *Le greffon et le sujet ont la même taille, mais le sujet a perdu en partie ses facultés d'absorption par le fait de l'âge et de l'adaptation à une autre fonction.* — Ce cas peut être réalisé tout aussi bien dans la relation (1) que dans la relation (2). Mais il n'y a pas lieu d'étudier successivement cette variation dans les deux relations, car la théorie de ces cas particuliers ne diffère que par une question de quantité.

Supposons que, comme dans les plantes bisannuelles à racines tuberculeuses, la racine, jouant le rôle de magasin de réserve, vienne à perdre en grande partie sa capacité absorbante.

Les conditions dans lesquelles va se trouver la greffe changent dès lors suivant qu'on considère la racine jeune ou la racine âgée, et l'on comprend alors que la greffe de Laitue sur Salsifis puisse réussir avec la racine jeune où la relation $c'v > ca$ est voisine de l'égalité, quand elle échoue

sur racine âgée ayant perdu son pouvoir absorbant où la relation $c'v > ca$ augmente en valeur absolue, puisque le greffon ne peut utiliser l'inuline en réserve dans le sujet.

La rapidité de la cicatrisation et sa nature jouent un rôle important dans les greffes de ce genre, quand les réserves du sujet peuvent être assimilées par le greffon.

Que la cicatrisation reste imparfaite ou subisse un retard prolongé, le greffon ne rencontrera plus la somme de chaleur suffisante pour développer son appareil reproducteur dans le cours de l'année de greffe. Il en restera, comme le Salsifis sur Scorsonère, à la rosette caractéristique de la première année de son développement, et s'il ne pourrit pas l'hiver, ce qui est le cas fréquent, il se développera à fleurs l'année suivante. Le greffon bisannuel devient ainsi plurannuel.

Quand la cicatrisation est suffisamment rapide et que les réserves du sujet peuvent être assimilées par le greffon, le manque de capacité absorbante n'a plus autant d'inconvénients, car le greffon se développe à l'aide de ces réserves étrangères comme avec les siennes propres.

Mais, à cause de sa relation finale $C'v > Ca$, les réserves du sujet sont en moindre quantité que celles habituellement formées par le greffon. Celui-ci devra rester de plus petite taille étant moins nourri : c'est ce que confirment les expériences que j'ai décrites dans la 1re partie A de ce chapitre.

En résumé, on peut dire que, dans le milieu parfait, lorsque la greffe sera faite entre plantes de capacités différentes $C'v > Ca$, on aura en fin de compte un greffon de taille plus petite que T, une fructification totale plus petite que F, venant au bout d'un temps plus court que t, absolument comme si la plante greffon, à l'état normal, avait végété dans un sol sec, passant ainsi du milieu parfait d'absorption au milieu imparfait.

Toutes ces conséquences sont proportionnelles à la valeur absolue de l'inégalité $C'v > Ca$, et la réussite de la greffe, avec cette relation, n'est possible matériellement que dans

l'intervalle compris entre les valeurs extrêmes de l'inégalité qui amènent à la longue la dessiccation du greffon, ou qui produisent à un moment donné la réplétion aqueuse.

Relations (3) et (*c*). — Les capacités fonctionnelles initiale (*c*) et finale (3) sont différentes : celles du sujet sont plus grandes que celles du greffon.

Ces greffes ne se font guère dans la pratique horticole. Elles ont aujourd'hui une grande importance en agriculture, car c'est le cas de la Vigne française placée sur la Vigne américaine. Mais n'eussent-elles aucune importance pratique actuelle, elles n'en seraient pas moins intéressantes en théorie.

Dans cette catégorie, les effets du bourrelet, qui se produit comme dans les relations précédentes, pourront s'ajouter à ceux qu'amènera l'insuffisance du greffon ou les compenser en partie. Ces effets seront d'autant plus marqués que le greffon sera plus petit par rapport au sujet et que par conséquent la greffe sera le plus près de son début.

Dans les plantes semi-herbacées et ligneuses, les effets du bourrelet qui empêche l'eau de pénétrer dans le greffon compenseront en partie les résultats de l'inégalité $C'v < Ca$. Mais cette compensation sera temporaire seulement ; les effets produits à la suite de la première année de greffe, avec même un greffon très petit par rapport au sujet, seront toujours de même dans les années suivantes et l'augmentation de taille du greffon ne fera que diminuer progressivement cette différence sans l'annuler.

La conséquence de cette greffe, c'est d'exposer pendant toute sa durée le sujet à la réplétion aqueuse, et aussi, à un moindre degré, le greffon.

Cependant, comme le greffon s'accroît rapidement, beaucoup plus vite que le sujet, celui-ci remplace plus lentement ses poils absorbants, et il se produit une sorte d'équilibre entre l'absorption et l'émission de l'eau, pendant que le sujet reste baigné par la sève brute.

Si la mort n'arrive pas par réplétion aqueuse, le sujet reste de plus petite taille qu'à l'ordinaire, tandis que le greffon, s'il n'est pas trop baigné par l'eau du sujet, autrement dit si la valeur absolue de l'inégalité $c'v < ca$ n'est pas exagérée, fonctionnera avec son maximum d'énergie et atteindra une taille plus élevée que dans la relation (2), quoique moindre que T.

Ce cas diffère en effet du cas β de la plante normale en ce que l'appareil assimilateur de celle-ci ne fonctionnait pas avec sa capacité maxima, étant situé dans un milieu aérien variable.

Dans les plantes herbacées, la compensation produite par le bourrelet sera persistante. Ce bourrelet a une structure telle qu'il amène forcément les mêmes effets. La compensation sera parfaite si l'effet de la pression de la sève brute du sujet vient égaler la diminution de calibre des vaisseaux, leur longueur plus grande et leur plus petit nombre.

Dans ce cas, le greffon ne souffrirait pas et se développerait comme s'il n'était pas greffé.

Mais on conçoit que si une pareille compensation est possible au début de la greffe, elle ne tarde pas à disparaître. Le sujet, à cause de l'insuffisance du travail des couches génératrices, s'accroît peu ; ses poils absorbants sont remplacés plus lentement, et il perd en partie son pouvoir absorbant. Cela d'autant plus vite que la soudure est plus imparfaite.

On retombe ainsi dans les relations (1) et (*a*), puis (2) et (*b*), où le sujet pompe suffisamment de sève pour nourrir le greffon, et l'on doit observer les mêmes effets.

Ainsi peut s'expliquer le fait, en apparence contradictoire, que le Haricot noir de Belgique reste quand même de taille plus petite, bien qu'il soit greffé sur le Haricot de Soissons gros, qui possède une capacité fonctionnelle plus grande, et que sa taille varie selon les greffes, celles-ci présentant fatalement une soudure plus ou moins parfaite.

Dans les résultats obtenus, il faut donc tenir le plus grand compte de la perfection relative du bourrelet.

La discussion de la valeur absolue de l'inégalité $C'v<Ca$ va permettre encore de se rendre compte de divers résultats de la greffe, que l'on n'a pas expliqués jusqu'ici.

Quand l'inégalité $c'v<ca$ est trop forte en valeur absolue, la greffe ne peut réussir ; c'est le cas des greffes où l'on prend pour greffons des plantes ou parties de plantes peu riches en chlorophylle : rameaux étiolés, rameaux atrophiés du Chou-fleur, etc. L'insuccès plus fréquent de la greffe des plantes à feuilles panachées s'explique de la même manière.

J'ai montré, dans la relation précédente, comment certains résultats de la surgreffe pouvaient se comprendre. Des faits de même ordre peuvent exister dans la relation (3), mais ils ont alors une autre cause.

Soient deux plantes A et C greffées $\frac{A}{C}$ avec la relation $C'v<Ca$. L'insuccès est la conséquence de la greffe. Prenons une plante intermédiaire B qui donne $c'a<ka<ca$, la greffe réussit finalement.

On voit de suite que le premier bourrelet diminue pour le petit greffon A l'arrivée de la sève brute et réduit par conséquent la différence initiale $c'v<ca$. Le greffon A a donc moins de chance de périr par réplétion aqueuse les premières années de greffe.

Le deuxième bourrelet vient plus tard ajouter son action au premier pour diminuer les souffrances du greffon. On comprend que, dans ce cas, la surgreffe amène encore un bon résultat et doive être recommandée, quand on considère avant tout la réussite de la greffe, sans se préoccuper de sa durée.

En résumé, en milieu parfait, la relation $C'v<Ca$ amène encore une diminution de la taille T, une fructification moindre que F, venant souvent au bout d'un temps assez

long, et restant peu abondante chaque année dans les plantes ligneuses.

Dans les plantes herbacées annuelles, ces résultats sont en rapport surtout avec la perfection du bourrelet.

2. Milieux imparfaits variables. — Le milieu parfait, tel que je l'ai défini, et même en lui supposant ses variations normales diurne et nocturne, comme aussi les variations régulières de température amenées par les saisons, ne saurait exister que fort rarement.

Les milieux, sol et air, sont, en effet, essentiellement variables, non seulement avec le pays et le climat, mais encore dans un même pays suivant les années et la nature des plantes qui y ont végété.

Il y a donc lieu d'examiner comment les diverses sortes de greffes précédentes vont se comporter quand les deux facteurs considérés vont varier séparément sous l'influence des milieux.

Enfin, va pouvoir intervenir une complication qui aura son importance et qui ne pouvait se présenter en milieu idéal. Chacune des deux plantes peut, comme je l'ai montré pour la plante normale (cas β et γ), ne jamais fonctionner, dans un climat donné, avec son énergie maxima et n'acquérir jamais sa taille maxima, parce que les conditions du milieu parfait nécessaire pour cela ne sont jamais réalisées pour elle.

On conçoit que le milieu greffe, dans certains cas déterminés, pourra faire fonctionner l'une ou l'autre des deux plantes greffées de façon telle qu'elles se rapprochent alors du fonctionnement parfait et acquièrent ainsi une taille supérieure à leur taille habituelle dans le pays considéré.

Ceci posé, j'étudierai d'abord le cas où les plantes greffées atteignent leur taille maxima T dans le milieu variable considéré, puis le cas contraire.

1er Cas. — Les plantes fournissant le sujet et le greffon atteignent dans le milieu considéré leur taille maxima.

Ici, j'examinerai successivement les trois relations fondamentales précédentes :

$$(1)\ C'v = Ca,\ \text{avec}\ (a)\ c'v = ca;$$
$$(2)\ C'v > Ca,\ \text{avec}\ (b)\ c'v > ca;$$
$$(3)\ C'v < Ca,\ \text{avec}\ (c)\ c'v < ca.$$

Relations (1) *et* (*a*). — La capacité absorbante maxima Ca du sujet est la même que la capacité maxima $C'v$ du greffon, ainsi que les capacités initiales de début de la greffe.

Examinons encore séparément les plantes herbacées et les plantes semi-herbacées ou ligneuses.

1re Catégorie. — *Plantes herbacées.* — J'ai montré que dans le milieu parfait, avec la greffe ordinaire, le sujet reste gorgé d'eau par l'effet du bourrelet, tandis que le greffon est exposé à la dessiccation.

Les conséquences d'une variation dans cette situation anormale sont faciles à prévoir.

Toute augmentation d'humidité dans le milieu aérien favorisera le greffon aux dépens du sujet qui pourra plus facilement mourir par réplétion aqueuse et pourriture quand le greffon survivra plus facilement.

Toute diminution d'absorption dans le sol favorise le sujet ua détriment du greffon, qui finira par mourir desséché quand le sujet restera vivant.

Lorsque la diminution d'absorption coïncide avec une diminution de la vaporisation, les circonstances sont plus favorables, mais l'égalité $ca = c'v$ fût-elle atteinte, grâce à cette combinaison, les deux plantes n'atteindraient point leur taille normale, puisqu'elles fonctionneraient chacune avec des capacités inférieures à leurs capacités maxima.

Ces considérations expliquent les variations de taille des greffons d'une même espèce, la non-réussite de certaines greffes dans des années sèches ou humides, quand elles

réussissent lorsque les conditions climatériques sont différentes, et pourquoi les greffons seuls meurent par dessiccation quand le sujet est bien vivant (1), ou inversement le sujet pourrit quand le greffon reste bien portant.

D'une façon générale, on peut donc conclure que la greffe des plantes herbacées, en milieu imparfait comme en milieu parfait, a toujours pour conséquences d'amener des troubles dans la nutrition générale, qui oscillent entre la réplétion aqueuse du sujet et la dessiccation du greffon, et cela qu'il s'agisse de la greffe d'une plante sur elle-même ou de plantes différentes.

Ces troubles dépendent non seulement des relations initiale et finale entre les capacités fonctionnelles du sujet et du greffon, mais ils sont sous la dépendance très étroite des conditions de sol et d'atmosphère.

Cette dépendance et la situation différente dans laquelle se trouvent les deux plantes amènent à cette conclusion pratique très importante :

Il ne faut jamais, dans les plantes herbacées, traiter de la même manière le sujet et le greffon quand on est obligé de recourir à la culture sous verre ; ce qui favorise le fonctionnement de l'un nuit au fonctionnement de l'autre.

Un pareil traitement n'aurait sa raison d'être que si l'on voulait, dans un but expérimental ou dans le dessein d'obtenir des variétés nouvelles, placer le sujet et le greffon dans les conditions biologiques les plus anormales. Mais il faut bien se persuader que toutes les variations ainsi produites conduiront à une diminution de la taille T et de la fructification de l'espèce ou de la variété choisie comme greffon (obtention directe du nanisme par la greffe).

2e Catégorie. — *Plantes semi-herbacees ou ligneuses.* —

(1) J'ai pu, cette année 1898, après une sécheresse prolongée, constater dans les Rosiers la mort du greffon quand le sujet, resté vivant, poussait des branches de remplacement. Dans le Pommier, par exemple, tout meurt, parce que le sujet n'a point, au même degré que le Rosier, la faculté d'émettre des bourgeons de remplacement.

On voit de suite que, dans ce cas spécial où l'absorption et l'émission de l'eau s'équilibrent, et où les effets du bourrelet disparaissent assez vite, les variations de *ca* et de *c'v* sous l'influence des changements des milieux, air ou sol, se ramènent absolument à celles des variations du cas γ de la plante normale vivant en milieu variable.

Ce cas, très rare évidemment, n'offre donc que peu d'intérêt, et il n'y a pas lieu de s'y arrêter davantage.

Relations (2) *et* (*b*). — Les capacités maxima *Ca* et *C'v* sont différentes et l'on a $C'v > Ca$.

Ce cas, le plus compliqué de tous, est, comme je l'ai déjà dit, celui qui est le plus souvent réalisé dans les arbres fruitiers. L'étude des variations d'un sujet et d'un greffon, offrant ces relations dans un milieu variable, est des plus importantes, car ces variations auront pour effet de compliquer encore les effets déjà compliqués qui ont été exposés à l'étude du même cas en milieu parfait.

Ici, j'examinerai séparément encore les greffes herbacées et les greffes ligneuses.

1re CATÉGORIE. — *Greffes herbacées.* — Les effets du bourrelet restent les mêmes que dans les cas précédemment étudiés. A cause du peu d'activité des couches génératrices, ce bourrelet ne sera pas beaucoup accentué par l'inégalité $C'v > Ca$.

Mais les conséquences de cette inégalité changeront les conditions de vie du greffon beaucoup plus que dans le milieu parfait, et elles seront différentes suivant que le sol varie, ou le milieu aérien, ou les deux milieux à la fois.

La diminution de *Ca* cause ici la mort plus rapide du greffon, puisque celui-ci est déjà privé d'eau par le bourrelet. La dessiccation du greffon sera d'autant plus rapide, que la valeur absolue de l'inégalité du moment $c'v > ca$ est plus prononcée. C'est le cas d'un certain nombre de greffes herbacées dont le greffon meurt, le sujet restant

vivant, ou dont la taille reste beaucoup plus petite si l'association est placée dans un sol sec : Haricots de Soissons sur Haricots nains cultivés en sols plus ou moins humides, plus ou moins riches, etc.

Si $C'v$ seule diminue, le greffon en profite sans que le sujet en souffre, jusqu'à ce que la réplétion aqueuse arrive. Cette réplétion aqueuse arrive plus vite que dans le milieu parfait, mais moins vite que dans le cas d'égalité des fonctions, comme dans la greffe de la plante sur elle-même. La pourriture du sujet n'est plus ici, comme la dessiccation du greffon, fonction de l'inégalité $c'v > ca$.

Il y a lieu, bien entendu, de faire les mêmes remarques que dans les relations (a) et (1) au point de vue de la compensation relative ou de l'exagération de ces phénomènes par une variation simultanée concordante ou discordante. Il faut aussi tenir compte des variations causées par l'osmose différente des sels qui arrivent au greffon.

2e Catégorie. — *Greffes semi-herbacées ou ligneuses.* — Il faut considérer encore séparément : 1° les greffes où le sujet et le greffon sont de même taille; 2° celles où le greffon est plus petit que le sujet au début de l'opération.

1° *Le sujet et le greffon s'équivalent comme taille.* — Dans ces sortes de greffes seulement existe au début la relation (b) $c'v > ca$. Le bourrelet ne saurait ici disparaître, puisque les deux plantes diffèrent comme capacités; au contraire, il augmentera avec l'âge, et ses dimensions seront en rapport avec l'activité respective des couches génératrices des deux plantes et la valeur absolue de l'inégalité du moment $c''v > c'a$.

D'ailleurs, les effets de ce bourrelet vont concorder avec ceux de l'inégalité fonctionnelle pour amener les mêmes résultats, c'est-à-dire la diminution de l'arrivée de l'eau dans le greffon. Dans ces conditions, la taille finale et la fructification sont fonctions du bourrelet et de l'inégalité, comme je l'ai démontré pour le milieu parfait.

Mais, dans le milieu imparfait, ces relations vont, en plus, être influencées par les changements de milieux.

Tout ce qui augmentera la valeur de l'inégalité du moment $c'v > ca$ augmentera les réactions produites; tout ce qui la diminuera atténuera ces mêmes effets.

Ainsi, lorsque le sol devient moins riche et plus sec, par exemple, le greffon souffre d'autant plus, fructifie moins et vit moins longtemps. J'ai très fréquemment observé ce cas. Mes greffes de Choux de Mortagne sur Choux nantais, faites en terre forte, réussissent mieux que dans un terrain sec; leur taille relative est plus élevée, leur vigueur relative plus grande, et ces effets sont plus accentués que sur les variétés cultivées comme témoins. Cette influence du terrain permet de comprendre pourquoi le Pêcher greffé sur Prunier vit plus longtemps quand il est placé dans un sol humide.

Quand c'est seulement le milieu air qui varie et devient plus humide, la dessiccation du greffon est moins à craindre, car les effets de l'inégalité $c'v > ca$ du moment diminuent. Ainsi s'expliquent la vie plus longue de certaines plantes greffées placées dans des climats plus humides, et les changements de taille, de nature des produits du greffon (1) qui correspondent à la variation du milieu aérien.

Les différences qui en résultent dans la concentration de la sève élaborée expliquent en partie la saveur moindre des fruits, la fructification moins abondante, la pousse à bois plus marquée dans les années humides d'un même climat, etc.

(1) La nature des réserves et leur quantité varient en effet suivant les conditions atmosphériques et le contenu des sèves. Quand l'eau arrive en moindre abondance dans le greffon et que l'air est sec, la pression osmotique augmente dans les cellules du greffon et cela d'autant plus vite que les matières solubles s'y forment plus rapidement. Cette pression ne peut devenir trop élevée, sans quoi elle compromettrait la vie de la cellule. Elle est abaissée par formation de saccharose aux dépens du glucose : c'est ainsi que mes Navets greffés sur Choux sont devenus plus sucrés. La richesse plus grande en sucre des poires greffées sur Coignassier est un fait de même ordre, en étroite relation avec l'arrivée moindre de la sève brute par le sujet Coignassier que par le sujet franc de pied.

Si les deux variations existent à la fois, les phénomènes qu'elles produisent sont intermédiaires entre les précédents et peuvent se compenser en partie.

Ces considérations permettent de comprendre la raison de quelques faits couramment observés dans la pratique.

Le Poirier greffé sur franc, dont la capacité d'absorption $C'a$ est plus grande que celle du Coignassier Ca, vit plus longtemps sur franc et s'y développe finalement avec plus de vigueur que sur Coignassier, et il résiste mieux aux variations de milieu et aux parasites, toutes conditions égales d'ailleurs.

De là le bien fondé de la pratique qui, en sol riche, prescrit de greffer le Poirier sur Coignassier ; en sol pauvre ou sec, recommande de le greffer sur franc.

Les mêmes principes sont appliqués au Pêcher que l'on cultive, suivant les sols, greffé sur Amandier ou sur Prunier.

La pratique est ici absolument d'accord avec la théorie ; mais elle ne le serait plus si l'arboriculteur taillait *uniformément* la même variété de Poirier, espérant ainsi obtenir dans tous les cas cet équilibre parfait entre la production et la vigueur qu'il recherche avant tout.

En effet, cet équilibre ne peut être atteint qu'à la condition de connaître les trois causes qui peuvent le faire varier : la valeur de l'inégalité $C'v > Ca$, l'état du sol, la nature du climat. Or, cette recherche n'a jamais eu pour base la discussion de l'inégalité $C'v > Ca$ et la théorie complète de ce cas de greffe ; elle est restée exclusivement *empirique*, et pour cause.

Comme les effets observés dans une même greffe sont éminemment variables avec les trois facteurs considérés, et amènent parfois des résultats contradictoires suivant leurs relations, on conçoit que chaque praticien puisse avoir sa manière de *tailler* personnelle et qu'il se soit fait une sorte d'arboriculture à lui, en rapport avec le coin de terre où il opère et la nature de son climat. Tout cela serait bien s'il se

contentait de cette application locale, mais combien ont voulu généraliser !

Toutes ces divergences cesseront le jour où l'on basera les théories de la conduite des arbres fruitiers, non seulement sur la répartition des sèves dans un arbre normal, comme on l'a toujours fait, mais encore sur la théorie de la greffe, en cherchant à déterminer préalablement et d'une façon précise les facteurs que je viens d'indiquer : *rapports fonctionnels du sujet et du greffon et leurs variations suivant la nature du sol et du climat.* Toute théorie qui ne s'appuiera pas sur ces données fondamentales restera empirique et ne sera pas générale.

2° *Le sujet et le greffon sont de taille inégale au début de la greffe.* — Le raisonnement qui a servi pour le milieu parfait s'applique également ici. Mais il reste à indiquer les variations qui seront causées par les changements de milieux.

J'ai montré que, par le fait même de la petite taille du greffon par rapport à celle du sujet (greffe en fente du Pommier à cidre, par exemple), l'inégalité de début $c'v > ca$ change de sens et devient $c'v < ca$.

Lorsque la variation porte sur le milieu aérien, elle est toujours nuisible, et cela jusqu'à ce que, par suite de la croissance, le greffon ait acquis une taille telle que, dans les conditions du moment, l'inégalité $c'v > ca$ vienne à s'établir.

Quand l'absorption devient moindre, la variation est au contraire avantageuse pourvu qu'elle ne ramène pas, par une diminution exagérée, l'inégalité $c''v < c'a$ à l'inégalité $c''v > c'a$, en représentant les capacités fonctionnelles du moment par $c''v$ et $c'a$.

Voilà comment les choses devraient se passer si la cicatrisation du début était parfaite, et ne jouait par elle-même aucun rôle défavorable. Mais, très souvent, par suite de la taille plus élevée du sujet et de l'étendue de la cicatrice, il

n'en est pas ainsi. Les cellules bordant la plaie perdent leur tension et meurent jusqu'à une profondeur variable avec les conditions où elles se trouvent ; la sève brute n'y arrive plus et prend la direction des yeux voisins qui préexistent sur le sujet ou s'y développent adventivement ; toute la région située au-dessus se dessèche et nuit au rétablissement de la circulation des sèves ; si l'on a supprimé les bourgeons d'appel, ces effets seront très nuisibles au développement régulier du greffon, gêné déjà dans son accroissement par une émission d'eau insuffisante.

L'absorption se ralentit avec le retard de croissance subi par le sujet. Et si l'on supprime les bourgeons et que le milieu devienne sec à ce moment, le greffon mal soudé encore est exposé à se dessécher parce que l'inégalité très marquée $c''v < c'a$ au début se change en une inégalité inverse. Avec les bourgeons d'appel conservés au sujet, ce résultat n'est plus à craindre. Le rôle de ces bourgeons d'appel est d'amener la sève au greffon pour l'empêcher de se dessécher, et non pour éviter qu'il soit *noyé*, comme le disent un certain nombre d'auteurs (1).

Les variations dans l'état du sujet dans les premiers temps de la greffe avec un petit rameau sur un sujet plus fort permettent seules d'expliquer pourquoi des greffes faites d'une

(1) L'excès de sève brute n'est presque jamais à craindre au début dans les greffes ligneuses pour le greffon, quelle que soit sa taille. La réplétion aqueuse n'est pas à craindre davantage pour lui dans les greffes en fente à cause de l'insuffisance des communications vasculaires. Dans la greffe en écusson, le greffon inséré latéralement ne saurait trop en recevoir non plus, puisque les courants latéraux de la sève brute sont très faibles par rapport au courant principal se rendant au bourgeon terminal où s'emploie principalement la sève élaborée. La *noyade* du greffon ne saurait donc exister, mais bien sa *dessiccation* : c'est ce que confirme d'ailleurs l'expérience. Comme conclusion pratique, il faut greffer de façon à assurer au greffon le plus de sève brute et élaborée : ainsi s'explique le succès des greffes à l'état herbacé, soit en fente, soit même en écusson, comme j'ai pu m'en assurer en écussonnant sur des pousses très jeunes, où l'écorce commençait à se détacher du bois, et en pinçant à une ou plusieurs feuilles au-dessus de l'écusson. J'ai d'ailleurs constaté que l'incision annulaire effectuée au-dessus de l'écusson empêche son développement. Le contraire devrait avoir lieu si l'écusson était noyé par la sève élaborée.

façon identique entre des plantes de même variété se comportent plus ou moins bien suivant les milieux. On conçoit que les pousses puissent être plus vigoureuses et plus longues si l'air est humide, parce que cette condition est favorable à l'arrivée de la sève brute dans le sujet qui se dessèche alors moins profondément au voisinage de la blessure.

Quand la taille du greffon atteint des dimensions suffisantes pour que $c'v$ égale ca, on retombe dans le cas précédent où la taille du greffon est la même que celle du sujet.

Mais il faut encore faire les mêmes remarques que pour le cas où la greffe est située en milieu parfait. A taille égale, les capacités fonctionnelles seront plus réduites pour les deux plantes en employant un greffon de petite taille qu'avec un greffon équivalant au sujet, à cause du durcissement plus ou moins marqué des écorces.

Il est donc préférable de greffer sur scions d'un an pour atténuer la différence, et, en cas de durcissement, il faut employer l'incision longitudinale.

Malgré ces moyens, tout greffon plus petit que le sujet fournira une greffe moins vigoureuse et moins résistante aux parasites, toutes conditions égales d'ailleurs, que la greffe faite entre des sujets et des greffons de même taille. Les conséquences sont les mêmes qu'en milieu parfait, et il n'y a pas lieu d'y revenir (surgreffe, etc.).

Pour résumer, d'une façon générale, les conséquences des relations $C'v > Ca$ et $c'v > ca$, je dirai que l'on a toujours, en milieu imparfait plus encore qu'en milieu parfait, en représentant par r et r' les résistances propres du sujet et du greffon dans l'association :

Une taille du greffon $T' < T$.

Une fructification totale $\Phi < F$, se produisant au bout d'un temps $t' < t$;

Des résistances, pour le sujet $r < R$, et pour le greffon $r' < R'$.

Or, la diminution de taille et l'avancement de la fructifi-

cation sont avant tout cherchés dans la greffe des arbres fruitiers de nos jardins ; c'est la raison pour laquelle on choisit pour sujets des arbres ayant des capacités fonctionnelles plus petites que le greffon à propager.

Mais la réalisation de ces deux premiers phénomènes amène forcément le troisième que l'on voudrait au contraire éviter. Toute médaille a son revers : le greffon devient moins rustique, plus sensible aux attaques des animaux et végétaux parasites ; le sujet peut partager le sort du greffon ou lui survivre suivant la nature de ses rapports avec lui, mais lui-même est affaibli le plus souvent.

Relations (3) et (*c*). — Les capacités maxima Ca et $C'v$ sont différentes et l'on a $C'v < Ca$.

Comme, dans nos jardins, on emploie surtout la relation précédente, il est naturel que cette combinaison (3) et (*c*) soit rarement réalisée. Mais il n'en est pas de même dans la grande culture, où elle est faite soit accidentellement, soit parce que l'on espère, par ce moyen, rendre le greffon plus robuste, plus résistant.

Quel que soit le procédé de greffe sur sujet muni de toutes ses racines, dès le début l'inégalité $c'v < ca$ existera, puisque la greffe ne peut réussir qu'à la condition que le diamètre du greffon ne dépasse pas ou presque pas celui du sujet. Il est donc impossible de corriger directement la différence $c'v < ca$, à moins de supprimer la majeure partie de la racine, ou d'opérer la greffe sur sujet déraciné ou sur bouture. Dans ces cas particuliers, le sens de l'inégalité change et ne reprend son sens primitif qu'après le succès de la bouture et de la greffe, quand les deux plantes possèdent à nouveau les capacités fonctionnelles correspondant à leurs dimensions.

On conçoit que dans ces cas particuliers la souffrance du début puisse être moindre qu'avec un sujet intact amenant l'inégalité $c'v < ca$: ainsi s'expliquent les bons résultats de la greffe sur bouture et le succès de certaines greffes opérées au moment de la transplantation du sujet.

Mais bientôt, par le développement de la symbiose, le sujet et le greffon arrivent à reprendre leurs relations normales et la greffe rentre alors dans le cas général que je vais étudier en prenant pour type la greffe de la Vigne; type évidemment le meilleur, puisqu'il a été expérimenté en grand, dans presque tous les sols et sous bien des climats.

Si l'on combine les effets des inégalités (3) et (*c*) dans le milieu parfait et l'action des variations du milieu extérieur (air et sol), on peut se rendre en effet facilement compte des effets si variés, inexplicables parfois à première vue, du greffage de la Vigne française sur la Vigne américaine.

La Vigne américaine possède une capacité absorbante Ca et la Vigne française une capacité fonctionnelle assimilatrice $C'v < Ca$. On greffe la seconde sur la première pour que celle-ci fournisse, malgré la perte de sève que pompe le Phylloxéra, assez de sève brute au greffon pour qu'il puisse vivre et produire son raisin comme il le faisait avant l'invasion du terrible puceron.

Supposons que le Phylloxéra n'existe pas dans le sol où se trouve placée une Vigne française greffée sur une Vigne américaine. Si ce sol permet l'absorption maximum, l'excès de cette absorption sur la vaporisation place aussitôt sujet et greffon dans les conditions du milieu humide. Ils sont tous deux vite amenés au voisinage de la réplétion aqueuse qui se manifeste aussitôt par ses phénomènes précurseurs (folletage, chlorose, et rougissement des feuilles), et amène la mort finale, conformément à la théorie.

Mais que dans ce même sol existe le Phylloxéra, il jouera vis-à-vis de l'association en danger le rôle de sauveur. En effet, il pompera, s'il est en quantité suffisante mais non trop considérable, l'excès de la sève puisée dans le sol par le sujet, et cela pour le plus grand bien de la symbiose. On dit alors que la Vigne française *résiste* au Phylloxéra. Cette expression est tout à fait impropre. La Vigne française ne résiste point au Phylloxéra, mais celui-ci est au contraire son auxiliaire indispensable, qui l'empêche de passer par la

réplétion aqueuse dans le milieu nouveau que lui impose son sujet.

Voilà ce qui se passera dans un milieu d'absorption parfait, quand le Phylloxéra est en quantité convenable.

Mais remplaçons ce milieu par un sol crayeux ou sablonneux, ou même supposons que la sécheresse arrive persistante : l'absorption sera réduite considérablement et la différence $c'v < ca$ sera singulièrement diminuée. Le Phylloxéra continuant à pomper la même quantité de nourriture, l'association, au lieu de continuer à présenter la relation (3), passe rapidement à la relation (2). Les phénomènes précurseurs de la dessiccation (chute des feuilles, folletage, etc.), se manifestent rapidement et la mort arrive d'autant plus vite que la sécheresse du sol et de l'air augmente, ainsi que le nombre des parasites.

Comme les sujets sur lesquels on greffe ont une résistance R différente et un coefficient d'absorption variable avec les individus, on conçoit que les effets produits ainsi différeront suivant les individus, mais surtout suivant les races de Vignes servant de sujet. Ainsi s'explique cette observation de pure pratique : il faut sélectionner les sujets suivant la nature du sol et du climat.

Lorsque la Vigne américaine, placée dans un milieu d'absorption suffisant, fournit plus de sève que n'en consomment le Phylloxéra et le greffon réunis, elle donne des bourgeons chargés d'utiliser cet excès de sève. Une taille raisonnée, transformant la greffe ordinaire en greffe-mixte, permettrait ainsi de réaliser un accord convenable, au mieux des intérêts de l'association. Mais dans la greffe ordinaire où l'on supprime les pousses du sujet, les deux plantes se trouvent placées dans un milieu humide, assez humide pour qu'elles souffrent, mais pas assez pour que la chlorose, le folletage ou le rougissement des feuilles apparaissent avec toute leur intensité.

Dans cet état de pléthore aqueuse, sujet et greffon forment un milieu extrêmement favorable au développement des ma-

ladies cryptogamiques. En effet, ces parasites s'y développeront avec d'autant plus de facilité que non seulement les tissus sont plus aqueux, mais encore que la greffe a réduit les résistances R et R'. C'est donc en grande partie à la greffe, surtout à la greffe mal entendue, qu'il faut attribuer l'intensité plus grande des maladies cryptogamiques de la Vigne dans beaucoup de régions vinicoles où elles n'avaient jusqu'ici causé que des dégâts beaucoup moindres.

Dans le cas où la pléthore aqueuse se produit après la greffe, la sélection des sujets s'impose comme dans le cas de l'insuffisance de l'absorption. Il faut arriver à trouver le sujet qui produira assez de sève pour nourrir à la fois le phylloxéra et le greffon, mais qui n'en produise pas davantage.

On conçoit que cette sélection soit extrêmement difficile, puisque les facteurs auxquels elle correspond n'ont pas de fixité : la quantité des insectes varie tout comme les conditions climatériques et même le sol qui est plus ou moins épuisé ; tel sujet qui s'est comporté admirablement une année pourra donner de mauvais résultats l'année d'après.

La greffe de la Vigne, considérée comme une *panacée*, n'est donc en somme qu'un *palliatif* très difficile à manier qui devra être abandonné dès que l'on aura trouvé un moyen pratique de combattre directement le Phylloxéra et de cultiver la Vigne française comme autrefois, sans intermédiaire.

Bien entendu, dans tout ce que je viens de dire, j'ai fait abstraction de la perfection de l'opération, comme des variations qu'elle peut apporter dans la nature du fruit ; j'ai supposé la reprise parfaite.

Or, dans la Vigne, qui possède des tissus tout particulièrement rebelles à certaines greffes, la soudure est très souvent imparfaite. On conçoit que, avec les mêmes conditions $C'v < Ca$ d'un sujet et d'un greffon donnés, l'inégalité $c'v < ca$ varie considérablement en valeur absolue suivant la perfection relative de la soudure consécutive à tel ou tel procédé de greffage. Ainsi s'expliquent les variations individuelles

constatées dans un même sol et un même climat et se justifient les efforts faits par les vignerons pour arriver à trouver un procédé de greffage aussi parfait que possible.

Ce que je viens de dire s'applique à toutes les greffes qui réalisent la relation (3), et en particulier à certaines greffes du Pommier à cidre. Les variations atmosphériques et leurs effets sur les greffes de ce genre permettent d'expliquer facilement la mort, en pleine apparence de santé, des Pommiers greffés dans une même région, mort qui survient toujours à la suite de variations climatériques excessives, quand à des pluies abondantes succède la sécheresse prolongée ou inversement.

Le greffon passe soit à la pléthore aqueuse, soit à la dessiccation partielle ou totale. Le franc peut résister à ces variations plus facilement que le greffon. Il suffit en effet de remarquer, pour voir qu'il en est ainsi, que le Pommier greffé passe par une sécheresse plus grande dans la relation (2), et par une humidité plus grande dans la relation (3). L'écart étant plus grand entre l'entrée et la sortie de l'eau, il y a donc plus de chances pour que le Pommier greffé meure avant le franc par suite des variations climatériques excessives. Les mêmes effets se produisant simultanément sur toutes les greffes de même nature, on en a conclu souvent à l'existence d'une maladie spéciale (1), quand il n'y faut voir, dans beaucoup de cas, qu'une conséquence de la greffe.

Ce que les praticiens appellent le *coup de soleil* dans les plantes greffées (2), à la suite duquel l'arbre se fane très promptement, a la même cause et se produit dans les arbres fruitiers des jardins quand l'équilibre est brusquement rompu entre l'eau vaporisée par le greffon et celle fournie par le sujet.

(1) Voy. Crié, *Rapport sur le dépérissement des Pommiers* (Bull. du Ministère de l'Agriculture, 1897) et L. Daniel, *Parasites et plantes greffées* (Rev. des Sciences nat. de l'Ouest, 1894).

(2) Carrière et André, *Coup de soleil* (Rev. hort., 1885, p. 412).

Ces variations dans la quantité d'eau contenue dans un Pommier greffé expliquent aussi pourquoi les francs en plein rapport fructifient plus régulièrement que les greffons de la même variété et plus longtemps par les années humides. Le sujet devient plus rapidement à l'état de pléthore aqueuse dans la greffe au détriment des réserves du greffon, nécessaires à la fructification.

L'examen des variations de la relation (3) sous l'influence de la nature du sol et du milieu d'absorption va me permettre d'expliquer pourquoi l'on obtient de très belles pousses dans la greffe de l'Amandier sur Cerisier la première année, quand la greffe réussit, et pourquoi ces pousses meurent en général l'année suivante.

Le Cerisier a une capacité Ca plus grande que la capacité $C'v$ du greffon. Si l'on opère dans un sol humide et dans une saison humide, l'absorption du sujet est maxima ; l'inégalité $c'v < ca$ est très grande et la greffe ne reprend pas; l'insuccès est tout naturel.

Mais si l'on greffe dans un sol sec, par une année sèche, l'absorption ca est suffisamment réduite pour que la réplétion aqueuse ne soit pas atteinte. Malgré cette réduction, le greffon reste placé sur un sujet qui lui fournit encore une sève abondante, plus abondante que s'il possédait ses racines propres. Il doit donc pousser mieux que s'il était greffé sur lui-même ou sur un sujet plus rapproché de lui comme absorption.

L'hiver survenant, les conditions changent; si cette saison est humide ainsi que le printemps, la réplétion aqueuse arrive fatalement dans ces greffes et la mort survient si l'on ne réduit pas l'absorption par la suppression raisonnée de quelques racines ou tout autre moyen.

Les variations du rapport $\frac{C'v}{Ca}$ permettent aussi de comprendre le fait jusqu'ici resté sans explication, et où le principe de la parenté se trouve si nettement en défaut, de

la greffe du Poirier sur Coignassier qui réussit si bien, mais qui ne réussit plus quand, inversement, on greffe le Coignassier sur le Poirier.

Pour l'observateur superficiel, rien ne change dans les deux catégories de greffes, puisqu'il s'agit, dans les deux cas, des mêmes arbres. Cependant ces deux greffes sont fort différentes. En effet, la greffe du Poirier sur Coignassier réalise le cas $C'v > Ca$ et la greffe du Coignassier sur Poirier réalise le cas inverse $Cv < C'a$.

On voit de suite que l'*absorption* initiale sera bien différente dans les deux cas, ainsi que l'*osmose*. Le greffon Coignassier commande l'absorption d'un sujet plus riche en sève qui reste pléthorique et amène fatalement la réplétion aqueuse du greffon; de là l'insuccès final. Dans la greffe inverse, le greffon est exposé à la dessiccation. Donc, il suffirait, pour expliquer la différence des résultats, d'admettre que la résistance R du Coignassier vis-à-vis de la pléthore aqueuse fût trop faible dans notre climat pour permettre la réussite de sa greffe sur Poirier, et que la résistance R′ du Poirier à la dessiccation fût au contraire suffisante pour ne pas trop souffrir de la relation $C'v > Ca$ où il est placé par sa greffe sur Coignassier.

Admettons que le Poirier soit osmotique pour telle substance nuisible au Coignassier (et que celui-ci reçoit forcément après la greffe quand il ne l'absorbait pas directement dans le sol par l'intermédiaire de ses racines, à cause d'une différence de propriétés osmotiques des membranes), ce sera une autre cause d'insuccès.

D'une façon générale, soient deux plantes A et B ayant des coefficients de résistance R et R′ pour la sécheresse, r' et r pour l'humidité.

Dans la greffe de A sur B $\left(\frac{A}{B}\right)$, abstraction des différences d'osmose amenant un empoisonnement, l'opération réussira si les variations de nutrition générale, quelle qu'en soit l'origine, ne dépassent pas dans le milieu donné M les

valeurs absolues R et r, R' et r' du greffon et du sujet.

Dans la greffe inverse de B sur A $\left(\frac{B}{A}\right)$, l'association se maintiendra de même si les variations de nutrition générale ne dépassent pas les mêmes limites dans le milieu M.

Or, cela n'est possible qu'à la condition que la nutrition générale de A se rapproche suffisamment de celle de B et que le milieu M varie dans le sens favorable au maintien convenable des résistances R et r, R' et r'.

Les variations de M, si A et B diffèrent comme nutrition, produisent donc un effet différent suivant qu'il s'agit de la greffe $\frac{A}{B}$ ou de la greffe $\frac{B}{A}$.

On conçoit que les limites R et r, R' et r' puissent se trouver dépassées dans un cas et non dans l'autre ; ainsi se comprend une anomalie que le principe de la parenté est impuissant à expliquer.

Que les résultats observés dépendent beaucoup du milieu M, c'est encore tout naturel, et la théorie précédente a pour corollaire l'*influence du milieu sur la réussite des greffes*, influence constatée depuis longtemps par les Anciens, et dont on n'avait pu donner une explication satisfaisante (1).

Variations des relations du sujet et du greffon sous l'influence des diastases différentes. — Il peut arriver que les relations que je viens d'étudier se compliquent encore à la suite de l'action différente des diastases spéciales du sujet et du greffon. On dit vulgairement, dans ce cas, que les deux plantes entrent en sève à des époques différentes.

Que va-t-il résulter de l'introduction de ce facteur nouveau ?

Soient E l'époque d'entrée en sève du greffon ; D, la durée de sa période *printanière* de vie active ; d, la durée de sa période *estivale* de vie active. Soient E', D' et d' les valeurs correspondantes pour le sujet.

(1) Carrière, *Influence du milieu sur la réussite des greffes* (Rev. hort. 1884).

Supposons E plus précoce que E′. Il peut arriver que D = D′ et *d* = *d*′. C'est ce cas, le plus simple, qu'il faut étudier d'abord.

Soit une greffe en fente, par exemple, effectuée au début du printemps comme celle du Pommier. Le greffon entre en sève à son époque accoutumée E, mais comme le sujet n'entre en sève qu'à l'époque E′, le greffon reste exposé à la dessiccation pendant la période E-E′, quand bien même seraient réunies par ailleurs toutes les conditions nécessaires au bon fonctionnement de la symbiose.

Ce greffon périra si la différence E-E′ vient à dépasser une certaine valeur variable suivant les plantes et suivant les conditions du milieu aérien. Il souffrira simplement si cette différence est comprise entre *o* et la valeur précédente.

Pendant cette période E-E′, le greffon est donc placé dans les plus mauvaises conditions des relations (2) et (*b*) s'il est à feuilles persistantes, conditions moins défavorables s'il est à feuilles caduques. C'est une des raisons pour lesquelles on ne peut greffer les arbres à feuilles persistantes que pendant la période de vie active.

Lorsque le sujet arrive à l'époque E′, ses conditions vitales s'harmonisent ou non avec celles du greffon suivant que les relations initiales rentrent dans tel ou tel des cas que j'ai précédemment décrits.

Une nouvelle variation apparaît à la fin de D jusqu'à D′, puis une autre à la fin de *d* jusqu'à *d*′ ; mais ces variations qui durent à chaque fois un temps E-E′ sont en sens inverse de la première. L'association se trouve alors dans les conditions des relations (3) et (*c*), et la pléthore aqueuse du sujet se manifestera de la même façon, si l'on supprime les bourgeons de remplacement.

L'année suivante, les mêmes phénomènes se reproduisent au grand préjudice du développement du greffon qui se trouve abrégé de trois fois le temps E-E′, et ainsi de suite.

Ainsi s'explique la tendance si marquée à l'affranchissement que l'on observe dans ce cas dans les deux plantes

quand on les abandonne à elles-mêmes dans un milieu favorable.

Supposons E′ plus précoce que E. C'est le sujet qui fonctionne le premier et produit au début la réplétion aqueuse [relations (3) et (*c*)]; viennent ensuite deux périodes de dessiccation [relations (2) et (*b*)] égales comme la première en durée à E′-E. De là une même abréviation du développement et une même tendance à l'affranchissement.

Si maintenant on examine le cas où $D + d$ et $D' + d'$ sont des périodes inégales, on verra facilement que, suivant le sens des inégalités, elles pourront ajouter leurs effets aux précédents ou les réduire au moment du passage à l'état de vie ralentie, à la fin de la sève de printemps ou à la fin de la sève d'automne. On comprend ainsi que la croissance du greffon puisse être différente de ce qu'elle serait dans une greffe normale et donner par exemple des pousses plus vigoureuses à la sève d'août qu'à la sève de printemps ou inversement, abstraction faite des autres causes de variation dans l'arrivée des sèves (variations atmosphériques, variations de capacités fonctionnelles, etc.).

Cette étude permet de comprendre pourquoi, comme l'a remarqué Sageret, quelques greffes faibles, qui doivent leur faiblesse au peu de rapport des sèves, meurent parfois quand on raccourcit le greffon.

Il est clair qu'une semblable taille peut avoir pour conséquences une pléthore aqueuse plus grande du sujet. L'opération serait utile si elle était pratiquée au moment où le greffon manque d'eau par insuffisance d'absorption du sujet peu en sève.

Or, cette période est relativement courte par rapport à l'autre dans les greffes dont le sujet a une capacité Ca plus petite que la capacité $C'v$ du greffon.

Plus la différence $C'v < Ca$ est grande en valeur absolue, plus le raccourcissement est nuisible.

Mais il n'en est pas de même si sujet et greffon présentent la relation $C'v > Ca$, car alors la taille courte s'oppose à la dessiccation.

Ainsi donc l'observation de Sageret n'est pas générale, et la taille d'un greffon ne concordant pas comme sèves avec son sujet a besoin, plus encore que la taille des arbres greffés avec concordance, d'être raisonnée d'après les rapports $\frac{C'v}{C\,a}$ et les variations spéciales qu'amène la discordance des sèves à trois époques différentes chaque année.

2e Cas. — Les plantes greffées n'atteignent pas, dans leur milieu naturel, leur taille maxima T et T'.

Ici, je considérerai successivement les variations de taille et les variations de résistance.

1. Augmentation de taille sous l'influence de la greffe. — Jusqu'ici j'ai supposé, dans presque tous les cas, que la plante sujet pouvait atteindre, dans le milieu considéré, sa taille maxima T', et le greffon sa taille maxima T.

Supposons maintenant qu'il n'en soit pas ainsi pour des raisons de nutrition générale insuffisante (Voy. p. 73).

Le sujet fonctionnera avec une capacité maxima $Ka < Ca$ dans le milieu considéré, quand il possédera son appareil absorbant complet; de même le greffon fonctionnera avec une capacité maxima $K'v < C'v$, celle-ci étant la capacité du milieu parfait.

Or, si l'on se reporte à la discussion des variations des relations (2) et (3) des greffes situées en milieu imparfait et variable, on voit qu'il arrive que l'absorption est insuffisante quand on a $K'v > Ka$ et inversement que la vaporisation est insuffisante quand on a $K'v < Ka$.

Dans ces conditions, l'absorption et la vaporisation n'ayant

pas atteint leur valeur maxima, ces quantités sont susceptibles d'augmenter jusqu'à ce qu'elles l'aient atteinte.

L'absorption *Ka* pourra donc se changer en absorption *Ca* sous l'influence d'un greffon dont l'activité est plus grande que celle de l'appareil assimilateur propre du sujet dans les conditions biologiques où il se trouve habituellement. Si donc le greffon est mieux organisé pour lutter contre le milieu défavorable, ou mieux adapté, le sujet se développera plus sous son influence que s'il n'était pas greffé.

C'est ainsi que s'explique le développement exagéré de l'appareil absorbant de l'Alliaire greffée avec un Chou entier, vigoureux, de taille bien supérieure à la sienne, quand ce même appareil reste normal avec un bourgeon à fleurs du même Chou, qui possède une capacité fonctionnelle limitée, inférieure de beaucoup à celle du Chou tout entier.

L'influence inverse se comprend tout aussi facilement. Un greffon de capacité fonctionnelle *K'v* prend un développement Θ avec son appareil absorbant *Ka*. Mais si, dans le même milieu M, on le place par la greffe sur une plante qui lui fournit une absorption supérieure voisine de *Ca* ou égale, il pourra atteindre une taille T plus grande que Θ.

Ainsi peut se comprendre le développement plus marqué d'un bourgeon à fleurs de Chou-rave greffé sur jeune Chou de Mortagne, l'augmentation de vigueur de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge, etc.

De même, on se rend compte que les deux cas puissent se combiner et produire à la fois une augmentation de taille dans le sujet et le greffon. C'est le cas de l'Alisier greffé sur Épine blanche où le sujet et le greffon acquièrent chacun une taille supérieure aux francs de leur espèce.

Cette augmentation de taille sous l'influence d'un changement dans les appareils de nutrition des plantes greffées, qui se retrouve à la fois dans certains végétaux ligneux et dans certains végétaux herbacés, pouvant avoir un intérêt immédiat dans le cas des légumes, on comprendra que j'aie

cherché à faire grossir quelques-uns d'entre eux par ce moyen.

Pour cela, il fallait chercher expérimentalement quelles sont les plantes qui n'atteignent pas sous notre climat leurs capacités fonctionnelles, et qui, greffées sur d'autres à capacités fonctionnelles absorbante ou assimilatrice plus élevées, pourraient ainsi prendre un volume plus considérable.

Bien que l'expérience n'ait pas été favorable pour les Choux par exemple, les essais relatifs à l'absorption ne doivent pas être abandonnés. Les cas d'augmentation de volume à la suite d'une absorption plus élevée sont évidemment rares; c'est ce que prouvent seulement ces résultats négatifs, mais ils ne veulent pas dire qu'il en est de même pour tous les légumes. Il est possible aussi qu'en fournissant à un Chou, muni de deux appareils absorbants après la greffe, une nourriture suffisante pour que les deux appareils puissent fonctionner chacun avec leur capacité fonctionnelle maxima, on arrive à le faire grossir, quand il reste au contraire plus petit (fig. 2, Pl. VII), si les appareils absorbants sont situés en sol ordinaire, où ils se trouvent fatalement très rapprochés et se gênent mutuellement.

Je n'ai pas encore terminé mes essais relatifs à l'augmentation de la capacité assimilatrice $K'a$ dans le cas de greffe $C'v < Ca$.

La théorie fait prévoir que l'on peut ainsi augmenter le volume du greffon.

On sait que le moyen le plus simple d'augmenter $K'a$, c'est d'accentuer l'éclairement : c'est ce qui ressort bien nettement des observations de M. Marié-Davy, à l'observatoire de Montsouris, et de celles effectuées séparément par MM. Dufour et Géneau de Lamarlière aux laboratoires de la Sorbonne et de Fontainebleau (1).

La production végétale étant proportionnelle à la quan-

(1) Cf. Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles*. Paris, 1887. — Géneau de Lamarlière, *Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères*. Lille, 1893.

tité totale de radiations solaires dont la plante a pu profiter, on verra immédiatement que les tailles normales T et T′ du greffon et du sujet ne peuvent être atteintes que si les relations $\frac{C'v}{Ca}$ permettent non seulement de compenser le retard et la perte dans l'emmagasinage des radiations solaires causés par l'opération, mais encore à les dépasser.

La mise à une lumière vive des plantes greffées est le moyen tout indiqué pour les faire assimiler plus vite et augmenter leur croissance lorsque $C'v$ ne dépasse pas Ca. Si au contraire la greffe réalise l'inégalité $C'v > Ca$, l'augmentation de la radiation pourrait produire l'effet contraire et diminuer la taille, toutes choses étant égales d'ailleurs.

2. Variations de résistance au froid, aux parasites, etc. — Il me reste à envisager ici une dernière question où la nutrition générale des deux plantes greffées peut jouer un rôle considérable : c'est celle de la résistance au froid.

On sait qu'une plante placée en sol sec résiste mieux au froid que lorsqu'elle vit en sol humide ; qu'une plante *aoûtée*, à tissus bien développés, est moins sensible qu'une plante à tissus peu différenciés ; qu'un végétal fortement raciné résiste mieux qu'un végétal à racines faibles et peu développées.

Ceci posé, je vais examiner quelle sera l'influence du greffage sous ce rapport.

Les variations dans l'arrivée de la sève brute ont une importance capitale et par conséquent les rapports $\frac{C'v}{Ca}$, ainsi que les différences d'entrée en végétation et de passage à l'état de vie ralentie.

Si, grâce à un sujet en état de pléthore aqueuse, le greffon a pendant l'hiver ses tissus imbibés d'eau, il est clair que les effets des gelées seront d'autant plus désastreux que l'eau sera plus abondante dans les tissus. Ce sera l'inverse dans le cas contraire où le greffon est placé sur un sujet moins riche en eau.

L'aoûtement des tissus est d'ailleurs plus rapide et plus parfait si la sève brute est moins abondante. Les conditions de la relation $C'v > Ca$ sont donc très favorables, et cela d'autant plus que les froids débutent plus rapidement et sont plus intenses.

C'est l'inverse évidemment dans le cas où la greffe donne lieu à la relation $C'v < Ca$.

L'aoûtement sera plus rapide encore si le sujet entre en végétation de meilleure heure que le greffon et si son passage à l'état de vie ralentie se fait plus tôt.

Les différences entre E et E', D et D', d et d', étudiées page 119, sont donc elles-mêmes très importantes à considérer à cet égard, puisqu'elles commandent l'arrivée de la sève brute dans les deux plantes.

Enfin, il est clair que si le greffon, abstraction faite des variations spéciales que je viens de signaler, est placé sur un sujet qui lui permet de fonctionner avec sa capacité maxima $C'a$, il sera d'autant plus vigoureux et d'autant plus résistant vis-à-vis du milieu et des parasites.

Quant au sujet, il peut lui-même acquérir une résistance plus grande dans le cas où, par suite de l'inégalité $K'v > Ka$, ses racines arrivent à prendre le développement maxima T' qu'elles ne pourraient prendre, sans la greffe, dans le climat considéré.

§ III. — Application de la théorie de la greffe à la culture du Pommier.

Je terminerai cette partie de mon travail par quelques considérations *utilitaires*.

Que faut-il penser du procédé qui consiste, pour accélérer la production, à greffer à outrance le Pommier et le Poirier en grande culture comme en horticulture, bien que l'agriculteur cherche à la fois la *quantité* et la *qualité* (fruits de pressoir), quand l'horticulteur sacrifie la *quantité à la qualité* (fruits de table) ?

Le rôle idéal du greffeur serait d'amener l'arbre fruitier à fructifier dans un délai minimum en lui conservant sa fructification maximum F, somme des fructifications partielles $f, f_1, f_2 \ldots, f_{n-1}, f_n$. La théorie que je viens d'établir montre que si l'on avance la fructification par la greffe, sa valeur totale F diminue. Il y a donc antagonisme.

Il reste à savoir s'il y a vraiment intérêt à amener par la greffe $C'v > Ca$, la fructification plus rapide $f + f_1 + f_2 \ldots$, en sacrifiant les termes $f_{n-2} + f_{n-1} + f_n$, puisque la greffe avance la mort de la plante, ou bien s'il est préférable de greffer avec concordance parfaite ou mieux de ne pas greffer du tout en cultivant des francs convenables.

Pour s'en rendre compte, il est nécessaire de rappeler, d'après Lawson et beaucoup d'autres auteurs, qu'un Pommier greffé vit pendant soixante à soixante-dix ans au plus, et fructifie par conséquent pendant cinquante à soixante ans, tandis que le franc vit jusqu'à trois cents ans et peut fructifier pendant deux cent cinquante ans environ.

De plus, on ne peut cultiver un Pommier à la place d'un Pommier adulte sans remplacer entièrement le sol qu'il occupait. La réussite de l'arbre est à ce prix tant que l'on ne connaîtra pas exactement la nature des éléments enlevés au sol par l'arbre disparu. Cette connaissance peut seule permettre, en effet, de faire une fumure raisonnée.

L'emploi de la greffe en agriculture ne sera avantageux que si les fructifications successives des divers arbres greffés occupant le terrain pendant un temps égal à la vie du franc sont supérieures en *qualité* et *quantité* à la fructification totale de ce franc, et si le prix des engrais employés, des arbres remplacés, du travail effectué, etc., ne dépasse pas la plus-value obtenue par la greffe.

La théorie démontre facilement qu'il n'en saurait être ainsi. Les chiffres que j'ai donnés établissent qu'il faut *quatre* greffes *parfaites* pour équivaloir en durée à l'arbre franc de pied. Ces quatre greffes rapporteront pendant un temps sensiblement égal à celui pendant lequel le franc

sera en pleine production. Mais leur taille reste pendant assez longtemps bien plus petite, puisqu'il y a quatre périodes de croissance au lieu d'une ; il en résulte que leurs quatre fructifications totales $\Phi_1 + \Phi_2 + \Phi_3 + \Phi_4$ ne sauraient égaler la fructification F du franc.

Donc, dans les conditions les plus favorables, sans tenir compte du travail effectué, de l'achat des arbres, des parasites, de l'action plus nuisible des variations climatériques et de l'épuisement du sol, l'opération de la greffe est désavantageuse en grande culture par comparaison avec la culture directe du franc.

Ce serait bien pis encore si l'on était obligé, faute de terres neuves, de planter dans un sol usé déjà par de précédentes cultures de Pommiers. Si l'on ne connaissait pas les fumures nécessaires pour rendre au sol ce que les arbres précédents auraient enlevé, on ne pourrait plus cultiver le Pommier dans ce sol.

Cela est à craindre avec le temps dans nos régions de l'Ouest où l'on plante à outrance, dans toutes les fermes et presque dans tous les champs, sans se préoccuper de l'avenir. Les lignes de Pommiers sont assez rapprochées pour que les racines épuisent le sol en tous sens ; on ne se préoccupe pas assez d'espacer les lignes pour qu'il reste de la terre neuve en quantité suffisante pour permettre une plantation de remplacement. Chaque ferme se transforme ainsi progressivement en un vaste verger d'arbres greffés, exposés à toutes les maladies qu'entraîne un greffage souvent défectueux, et voués à une disparition rapide. Comment les remplacer plus tard si le sol est épuisé ?

Avec le franc, l'épuisement du sol a bien lieu aussi, mais comme le franc dure quatre fois plus longtemps que l'arbre greffé, la question de son remplacement vient aussi quatre fois moins vite et l'on peut plus facilement établir une alternance de cultures.

La conclusion pratique est la suivante : plantons modérément, espaçons suffisamment les lignes et plantons plus

souvent des arbres francs de pied. Greffons seulement, et avec parfaite concordance, ceux qui fournissent de mauvais fruits ; il est toujours facile de les reconnaître.

En cela, la théorie que je viens d'établir est parfaitement d'accord avec les observations pratiques des vieux auteurs des XVII[e] et XVIII[e] siècles ; elle justifie l'adage normand : « Celui qui greffe travaille pour lui, mais celui qui plante des arbres francs de pied travaille pour ses enfants. »

Il est évident que ces observations s'appliquent à la grande culture, au Pommier à cidre. Bien entendu, je ne veux pas dire qu'il faut proscrire la greffe, qui permet de propager les bonnes variétés qui ne se bouturent pas ou rapportent peu bouturées ; j'entends seulement qu'il faut en *user plus modérément*, et ne pas remplacer sottement une variété qui peut être excellente non greffée par une variété parfois moins bonne, durant moins et donnant des récoltes plus faibles, comme on le fait en greffant tous les arbres sans exception.

Que l'horticulteur, qui opère en petit, et ne se préoccupe en général que de la qualité, use et abuse de la greffe pour obtenir plus vite des fruits meilleurs, cela peut se comprendre. Il peut d'ailleurs facilement changer de place ses cultures ou remplacer le sol. Par conséquent, les observations précédentes ne lui sont pas applicables au même degré.

Une deuxième question pratique importante, c'est celle de la surgreffe du Pommier à cidre, parfois employée dans l'élevage de cet arbre, surtout par les pépiniéristes.

Ce que je viens de dire au sujet des résultats de la greffe du Pommier et la théorie que j'ai donnée de cette opération page 111, montrent que la surgreffe doit être bannie dans l'élevage du Pommier. Elle fait doublement l'affaire du pépiniériste, car par ce moyen on obtient des jeunes arbres qui atteignent plus rapidement leur valeur marchande, mais qui, surgreffés, dureront d'autant moins longtemps et devront être plus vite remplacés.

Donc l'agriculteur, dont les intérêts sont, sous ce dernier rapport, en opposition directe avec ceux du pépiniériste, a tout intérêt à n'employer que des francs non greffés ou greffés simplement avec la variété définitive (1), sans variété intermédiaire.

§ IV. — Conclusions.

En résumé, si l'on a bien suivi les raisonnements précédents, il me semble que les variations de nutrition générale consécutives à la greffe et leurs conséquences se comprendront sans trop de difficultés. La théorie que je viens d'exposer suffit à expliquer tous les cas, quelques compliqués qu'ils paraissent au premier abord (2).

La nutrition générale du greffon et du sujet est modifiée par deux causes, agissant simultanément, dans le même sens ou en sens contraire; ce sont :

1° *Le bourrelet cicatriciel consécutif à l'opération* ;

2° *Les différences entre les capacités fonctionnelles propres du sujet et du greffon* (structure différente, diastases spéciales, différences de composition entre les sèves brutes ou les sèves élaborées, etc.).

Les phénomènes produits, non seulement dépendent de la nature des plantes, mais sont sous l'étroite dépendance du milieu, et ils peuvent s'exercer dans un sens différent suivant les variations de ce milieu.

Ces deux causes, modifiant le plus souvent la résistance des deux plantes en sens défavorable dans la greffe ordinaire, sont la raison de l'*attaque plus vive des parasites* vis-à-vis des plantes greffées; c'est aussi à elles qu'est due

(1) C'est la seule réponse que l'on doive faire à la question posée à ce sujet par l'Association française pomologique lors du Congrès du Mans en octobre 1898.

(2) J'avais déjà émis l'idée, d'une façon sommaire, dans ma note *Sur la greffe des parties souterraines des plantes* (C. R., 21 sept. 1891), que la réussite de la greffe dépend des rapports de nutrition générale du sujet et du greffon beaucoup plus que de la parenté.

l'action plus prononcée des changements de milieu sur ces plantes.

La connaissance approfondie des variations de nutrition générale et du climat fournit la *clef des opérations de l'arboriculture*, opérations qui ne peuvent se raisonner d'une façon vraiment complète qu'en s'appuyant sur la théorie de la greffe. Cette connaissance peut seule permettre au greffeur et à l'horticulteur d'obtenir sûrement le résultat qu'ils recherchent.

C'est en effet la théorie précédente qui montre dans quelles limites la greffe peut être utilisée pour obtenir une mise à fruit plus rapide, une diminution ou une augmentation de taille de l'appareil végétatif ou du fruit, un changement de saveur, etc. ; comment on doit choisir les greffons et les sujets pour obtenir sûrement ces résultats, etc.

Elle fait voir comment la plante greffée paraît exceptionnellement acquérir une *résistance plus grande aux parasites* dans certains cas particuliers (Phylloxéra) ; comment elle peut résister dans des sols qui lui seraient contraires (Châtaignier, Pin) ou dans des climats différents (Néflier du Japon sur Épine blanche).

Elle démontre tout aussi clairement que cette opération, mal comprise et insuffisamment raisonnée (ce qui arrive malheureusement trop souvent) devient une *cause d'épuisement* pour chacune des plantes greffées, affaiblit leurs résistances aux variations du milieu, et les livre sans défense aux parasites animaux et végétaux qui achèvent l'œuvre commencée par l'homme.

C'est la greffe qui est la principale cause de la *fréquence des maladies des arbres fruitiers cultivés* (tavelure des fruits, chancres, etc.), maladies dont l'intensité est encore accentuée trop souvent par une taille mal entendue et une culture mal comprise.

C'est à la greffe que l'on peut souvent attribuer la mort des Pommiers sans cause apparente, à la suite de variations climatériques excessives, en un mot ce que l'on a

appelé, à tort ou à raison, la *maladie des Pommiers*. Il n'est point besoin pour cela d'invoquer les méfaits de Champignons parasites (1). Il est probable qu'elle n'est pas étrangère à la maladie des Châtaigniers.

La théorie des variations de nutrition générale est la seule qui permette de comprendre les résultats, contradictoires en apparence, que l'on observe dans la greffe des arbres fruitiers, et les *anomalies* que les principes de la parenté, de l'analogie, etc., sont impuissants à expliquer (2).

Elle permet de formuler les *conditions de réussite des greffes*.

Pour qu'une greffe réussisse, il faut et il suffit que les protoplasmas du sujet et du greffon n'aient pas, à la suite de l'opération, leurs propriétés chimiques et physiologiques *modifiées* au delà d'une *limite déterminée*, qui amène l'empoisonnement ou annihile les *propriétés essentielles de la substance vivante* (nutrilité, motilité, etc.).

Ces modifications peuvent se produire de deux façons :

1° *Par l'action des composés protoplasmiques* (produits utiles ou résidus), qui se trouveront mis *brusquement* (empoisonnement immédiat) ou *progressivement* (empoisonnement lent) en présence par suite de la juxtaposition des tissus, conformément aux propriétés osmotiques des membranes cellulaires, que ces produits agissent directement sous leur forme première ou qu'ils donnent naissance, par réaction mutuelle, à d'autres produits nuisibles.

2° *Par les relations des capacités fonctionnelles du sujet et du greffon*, capacités définies dans leur sens le plus large, et dont le rapport $\frac{C'v}{Ca}$ doit rester tel que ni l'une ni

(1) C'est l'idée que j'exprimais en 1894 dans ma note *Parasites et plantes greffées*, publiée par la *Revue des Sciences naturelles de l'Ouest*. Les parasites choisissent de préférence l'être qui souffre et accélèrent sa fin.

(2) Bien entendu, je fais ici abstraction des variations spécifiques.

l'autre des plantes greffées ne dépasse les limites de la dessiccation ou de la réplétion aqueuse, tout en trouvant toujours, dans le milieu où elles vivent, les éléments essentiels de leur propre substance à leur portée et sous forme assimilable.

On voit de suite que le *principe de la parenté* ne pourrait être fondé que si la classification botanique était basée sur la similitude des protoplasmas et des capacités fonctionnelles, ce qui est loin d'être le cas (1).

Quant au *principe de l'analogie des sèves*, il n'envisage qu'un côté de la question, car il n'entraîne nullement une similitude des capacités fonctionnelles suffisante pour le maintien de la vie dans les deux plantes. Deux sèves élaborées différentes peuvent d'ailleurs n'être pas un obstacle à la reprise d'une greffe si les produits délétères n'osmosent pas au travers des membranes.

(1) Comment, avec ce principe, expliquer, outre les anomalies que j'ai citées page 13-37, les faits suivants?

Toutes les Chicoracées se greffent entre elles, à moins qu'il ne s'agisse de plantes dont l'une possède de l'inuline et l'autre non. Le Carthame (sous-famille des Flosculeuses) reprend sur le Soleil (sous-famille des Radiées); le Chrysanthème (Chamomillées) et l'Absinthe (Artémisiées) peuvent se greffer sur le Soleil (Hélianthées). L'*Heliopsis* ne réussit pas sur *Helianthus* et la Santoline ne prend pas sur le *Tagetes*, et pourtant ces plantes sont plus voisines que les précédentes.

Le Fenouil (Sésélinées) et le Panais (Peucédanées) se greffent facilement sur la Carotte (Daucinées). De même, toutes les Solanées s'unissent facilement entre elles.

Or, on ne peut arriver à greffer des plantes de tribus différentes dans les Légumineuses : les *Pisum* et les *Faba* (Viciées), le Lupin (Génistées) ne se greffent point sur le Haricot (Phaséolées), etc. On voit donc que, sous le rapport du principe de la parenté et de la greffe, les Composées et les Légumineuses peuvent se comparer aux Rosacées, et les plantes herbacées se comportent parfois comme les plantes ligneuses.

Il me serait d'ailleurs facile de multiplier ces exemples.

CHAPITRE II

VARIATIONS PRODUITES DIRECTEMENT PAR UNE RÉACTION MUTUELLE DU SUJET ET DU GREFFON.

Tandis que les variations de nutrition générale et leurs conséquences sont admises par un certain nombre de praticiens et de savants qui se sont bornés à en constater quelques-unes sans en donner une explication satisfaisante, les variations causées par une réaction mutuelle des deux plantes sont rejetées avec ensemble comme étant contraires à presque toutes les théories actuelles.

Or, en dépit de ces théories, les faits se chargent de démontrer la possibilité de cette catégorie de variations, ainsi qu'on le verra par ce chapitre dans lequel j'étudierai successivement :

1° Les modifications de saveur consécutives à la greffe;

2° Les changements produits dans la résistance au froid et aux parasites ;

3° Les variations dans le mode de développement de l'appareil végétatif ;

4° Les variations dans les organes de reproduction.

Si les faits sont moins nombreux que dans le précédent chapitre, cela tient d'une part à ce que l'influence spécifique est en général moins accusée que l'influence de nutrition générale, et de l'autre à ce que l'on n'a jamais, à cause même des idées reçues jusqu'ici, dirigé les études dans cette voie qui promet d'être particulièrement féconde.

Comme dans le précédent chapitre, je décrirai d'abord les *faits* que j'ai observés, puis j'essaierai d'en donner une *explication théorique*.

A. — LES FAITS.

§ I. — Modifications dans la constitution chimique des plantes greffées.

Ces modifications ne doivent pas être confondues avec celles qui ont été considérées dans le précédent chapitre et qui proviennent d'un changement dans la nutrition générale dû à une absorption différente. Celles-ci sont plus ou moins indépendantes des produits caractéristiques de l'espèce ou de la variété élaborés dans la cellule, tandis que les premières sont au contraire la conséquence d'une réaction mutuelle des produits protoplasmiques du sujet et du greffon.

1° *Greffe d'Alliaire sur Chou.* — En greffant l'Alliaire (*Alliaria officinalis*) sur le Chou vert, on constate que le greffon choisi à la deuxième année de son développement donne une tige semblable à celle qu'il aurait fournie s'il était resté sur son pied mère.

Mais ce qu'il y a de remarquable, c'est que, dans certains greffons, l'odeur alliacée si caractéristique de l'Alliaire a sensiblement diminué et il faut frotter les feuilles de ces greffons beaucoup plus longtemps que celles des témoins pour la faire apparaître.

L'odeur du Chou vert se combine à l'odeur alliacée et le goût est lui-même modifié.

2° *Greffe de Navet sur Chou cabus et de Chou cabus sur Navet.* — Dans ces greffes, si l'on compare le goût des tubercules avec celui des témoins, on constate que non seulement ils sont plus sucrés, mais encore que la saveur caractéristique du Navet est plus ou moins mitigée, suivant les échantillons, par le goût du Chou.

Les greffes de Chou cabus sur Navet produisent un tubercule moins sucré que les greffes inverses.

3° *Greffe du Haricot noir de Belgique sur Haricot de Soissons gros.* — On sait que le Haricot noir de Belgique possède des gousses tendres et appartient à la catégorie des Haricots dits *mange-tout*, cultivés surtout pour leur fruit.

Le Haricot de Soissons gros, au contraire, appartient aux Haricots dits *à parchemin*, cultivés exclusivement pour leur graine. La gousse, cuite en vert, possède un goût très particulier et désagréable qui permettrait facilement de les reconnaître en l'absence du parchemin.

Dans la greffe du Haricot noir de Belgique sur le Haricot de Soissons gros, on obtient des légumes qui ne sont pas modifiés dans leur forme extérieure, mais qui possèdent un parchemin assez développé et une saveur rappelant quelque peu celle des gousses du sujet.

En somme, on peut dire déjà que, dans ces trois cas, il y a une transmission partielle de caractères du sujet au greffon, et une production, à des degrés divers, d'*hybrides de greffe*, en désignant les plantes modifiées par un nom qui n'est pas très exact, mais qui a le mérite d'indiquer leur genèse.

§ II. — Résistance au froid et aux parasites.

J'introduis ici le caractère de résistance au froid, qui varie suivant les espèces et parfois avec les individus d'une même race, bien que je n'aie pas d'observations de cette variation produite directement sur l'appareil végétatif des plantes herbacées.

Rien n'est plus simple en apparence que la recherche de semblables faits. On peut croire qu'il suffit en effet de greffer des plantes de serre tempérée sur des sujets de résistance variable et de constater les résultats après l'hiver. Mais ce que j'ai dit des variations de résistance au froid produites par les variations de nutrition générale montre qu'il n'est pas toujours facile de discerner ce qui est, dans l'augmentation de cette résistance, produit par l'action réciproque

spécifique des deux plantes et ce qui est dû aux variations de nutrition générale.

J'ai commencé des expériences sur ce sujet assez délicat. En attendant d'en connaître les résultats, je me bornerai à citer à l'appui de ma thèse quelques observations anciennes assez concluantes.

Thouin (1) a constaté que le Néflier du Japon greffé sur l'Épine blanche a passé au Muséum plusieurs hivers en pleine terre, parce qu'on a eu la précaution de le couvrir de paille, tandis que la gelée a fait périr, pendant les mêmes années, plusieurs individus francs de pied, quoiqu'ils eussent été couverts de la même manière.

De même, le Pistachier greffé sur Térébinthe est moins sensible au froid que les individus venus de semence.

Le *Quercus phellos* L., greffé sur l'Yeuse, a supporté des froids de — 16° à — 17° quand les individus issus de graines sont gelés à — 7°,5.

Je cite ces observations parce qu'elles me paraissent les plus sérieuses et qu'elles sont comparatives, au moins en partie. Il serait toutefois bon de les répéter, car Thouin a négligé d'indiquer si les arbres greffés et les témoins étaient placés à la même exposition et dans les mêmes conditions de culture, et si l'expérience a été faite sur un nombre suffisant d'exemplaires. Cette dernière condition est nécessaire pour déterminer sûrement s'il s'agit dans l'espèce d'une variation causée par la greffe ou bien d'une variation exceptionnelle d'un greffon unique qui pouvait la posséder à l'avance.

Une expérience très intéressante au sujet de l'augmentation de résistance aux parasites à la suite de la greffe, c'est celle qui a trait au Citronnier.

Cet arbuste, greffé sur Bigarradier, résiste fort bien aux maladies qui l'épuisent en Corse et en Italie quand on le cultive franc de pied.

(1) Thouin, *Monographie des greffes*. Paris, 1821.

Il est évident que cette augmentation de résistance peut être due à une transmission directe de la résistance propre du sujet au greffon, puisque j'ai démontré, dans la théorie des variations de nutrition générale, que la greffe affaiblit dans la majeure partie des cas la résistance R du greffon.

§ III. — Variations dans le développement et la forme de l'appareil végétatif.

Ici les exemples ne manqueront pas et seront beaucoup plus concluants. J'examinerai successivement les variations de forme dans les organes végétatifs et les variations dans leur structure.

I. — Plantes herbacées.

1. Changement de forme des organes végétatifs. — La forme des organes végétatifs peut être modifiée, soit dans le greffon, soit dans le sujet.

a. *Greffon.* — J'ai obtenu des modifications dans la forme du greffon dans deux catégories de greffes différentes : celles des Choux cabus et celles des *Helianthus*.

α. Greffes de Choux cabus. — J'ai greffé le Chou de Tours, variété de vigueur moyenne, à feuillage vert tendre, à pomme conique bien caractérisée, sur le Chou de Saint-Brieuc dont la pomme est ronde et le feuillage plus foncé. Quelques-uns des greffons ont conservé la pomme conique spéciale à la variété greffon (fig. 3), mais d'autres acquièrent la forme ronde du sujet (fig. 4), tandis qu'un certain nombre d'entre eux présentaient une forme très nettement intermédiaire entre le cône et la sphère.

L'action du sujet sur la forme du sujet s'est donc, dans ces greffes, manifestée d'une façon inégale suivant les greffons, mais elle est très nette sur un certain nombre et porte sur les caractères particuliers de la variété greffon.

β. *Greffe de Soleil annuel sur « Helianthus lætiflorus »*. — Le Soleil annuel (*Helianthus annuus*) est une plante bien connue, à feuilles larges, cordiformes. Au contraire, l'*Helianthus lætiflorus* a des feuilles lancéolées, non cordiformes.

Après la greffe, un certain nombre de greffons de Soleil



Fig. 3. — Chou de Tours greffé sur Chou de Saint-Brieuc, et ayant conservé, à la suite de cette opération, la forme conique de la variété à laquelle il appartient.

annuel ont fourni des feuilles de moins en moins cordiformes en allant vers le sommet et dont la forme se rapprochait de plus en plus de la forme du sujet ; quelques-unes même étaient devenues nettement lancéolées.

D'autres greffons n'avaient pas été influencés sous le rapport de la forme de la feuille.

On peut donc, comme pour les greffes précédentes, faire

les mêmes remarques au point de vue de l'intensité de l'influence et de sa généralité.

b. *Sujet.* — Des changements remarquables se produisent aussi dans le sujet sous l'influence du greffon.



Fig. 4. — Chou de Tours greffé sur Chou de Saint-Brieuc à pomme ronde, et ayant pris, à la suite de cette greffe, la forme ronde du sujet.

γ. *Greffes d'* « *Helianthus lætiflorus* » *sur* « *Helianthus tuberosus* ». — Dans cette greffe, il s'agit d'espèces voisines qui diffèrent surtout par la forme de leur rhizome, leur unique moyen de reproduction, puisqu'il s'agit de plantes qui ne fructifient pas sous notre climat.

L'*Helianthus lætiflorus* possède un rhizome qui *trace* loin de la tige aérienne, de 40 à 60 centimètres et plus. Ce rhi-

zome se termine par un bourgeon renflé de petite taille qui propage la plante avec une facilité remarquable.

L'*Helianthus tuberosus* possède aussi un rhizome, mais les tubercules qu'il forme sont de forte taille et *s'agglomèrent* (1) au voisinage des tiges aériennes, ce qui donne à l'appareil souterrain des deux plantes un aspect bien distinct.

Dans les sujets d'*H. tuberosus* portant comme greffon l'*H. lætiflorus*, j'ai observé un développement très curieux des rhizomes du sujet. Ceux-ci ont bien gardé leur taille, mais au lieu de se former au voisinage de la tige aérienne, ils se sont formés à des distances variant entre 25 et 30 centimètres, c'est-à-dire à des distances en quelque sorte intermédiaires entre celle du sujet et celle du greffon.

Le mode de développement souterrain d'une plante tuberculeuse peut donc être modifié par le greffon qu'on lui donne à nourrir.

δ. Greffes d' « Helianthus grandiflorus sulphureus fl. simplex » sur « Helianthus tuberosus » variété à tubercules roses. — Dans les greffes précédentes, il s'agissait de l'union de deux plantes tuberculeuses et vivaces. Dans les greffes d'*Helianthus grandiflorus* sur *H. tuberosus*, il s'agit d'une plante annuelle, non tuberculeuse par conséquent, sur une plante vivace à tubercules.

Ces greffes, faites en assez grand nombre au laboratoire de Fontainebleau, ont réussi très facilement et se sont comportées de la même manière, à part des différences de taille dues à l'exécution plus ou moins parfaite de l'opération.

Les sujets ont tous fourni des tubercules assez différents d'aspect des tubercules des témoins. Ces tubercules du sujet étaient moins nombreux, moins gros, plus réguliers et ils étaient reliés à la portion aérienne de la tige par des tiges souterraines un peu plus fines, atteignant environ 10 à 20 centimètres de longueur. La couleur de l'épiderme était

(1) Il en est ainsi, du moins dans la variété sur laquelle j'ai opéré : on sait qu'il y a plusieurs variétés de Topinambour.

restée blanche dans certains tubercules ; quelques autres étaient roses à l'extrémité et blancs du côté rattaché au rhizome, quand les tubercules des témoins étaient uniformément roses, sauf les yeux.

Le greffon annuel n'a donc point fait périr le sujet vivace qui a fourni quand même un certain nombre de tubercules de remplacement (fig. 2, pl. III).

ε. *Greffes d'* « *Helianthus globulus* » *sur* « *Helianthus lætiflorus* ». — Ces greffes réalisent, au point de vue biologique, le même cas que les greffes précédentes.

Les tubercules se forment aussi à l'extrémité des rhizomes, mais ils sont peu nombreux et moins distants de la tige aérienne.

Dans le cas de l'*Helianthus annuus* pris comme greffon, le sujet est mort sans avoir donné de pousses tuberculeuses.

η. *Greffes de Pommes de terre.* — On sait que la Pomme de terre a été maintes fois greffée et que les résultats obtenus à la suite de ces greffes ont donné lieu à de nombreuses discussions.

Les premiers essais sur la greffe des variétés de Pommes de terre entre elles ont été faites en Angleterre par R. Trail, en 1865. Il avait greffé entre eux les tubercules d'une variété blanche et les tubercules d'une variété bleue. Il obtint à la fois des tubercules blancs, des tubercules bleus et des tubercules panachés.

La nature de la chair était non seulement modifiée, mais aussi l'épiderme, les tiges et les feuilles ; ces modifications étaient encore nettes après trois ans de culture (1).

De semblables résultats auraient été obtenus ensuite en Angleterre par Feun et Dean, puis en Allemagne par Hildebrand.

Répétées en France et en Belgique, de telles greffes ne donnèrent aucun résultat de ce genre.

(1) Darwin, *loc. cit.*

J'ai essayé moi-même d'opérer sur tubercules comme l'indique Darwin, mais, bien que j'aie varié mes procédés, je n'ai jamais obtenu les résultats indiqués. Je considère d'ailleurs qu'il est impossible de les produire par la greffe directe entre tubercules adultes.

Mais que l'on greffe sur tiges jeunes ou sur tubercules en voie de croissance, les conditions changent et il est possible que ce soit ainsi que R. Trail ait opéré, ses procédés ayant pu être inexactement rapportés, ou mal indiqués par l'auteur.

La greffe sur tiges a été reprise par M. Édouard Lefort, qui a opéré comme Tschudy le faisait dans ses greffes de Tomate sur Pomme de terre. En greffant entre elles la variété Marjolin, précoce, à chair jaune, à fanes courtes, et la variété Imperator qui est ronde, à tubercules nombreux, il a obtenu une Pomme de terre nouvelle à grand rendement, possédant à la fois la chair jaune, la précocité et les fanes courtes de la variété Marjolin, mais ayant la forme de la variété Imperator (1).

L'expérience serait concluante, à mon avis, si elle était comparative, ce que l'auteur ne dit pas. Voici une expérience qui le prouve.

J'ai greffé la Pomme de terre Corne blanche sur la Pomme de terre Négresse à tubercule en entier bleu foncé. Le sujet m'a donné de petits tubercules peu nombreux, arrondis au lieu d'avoir la forme allongée type de la variété. Ces tubercules étaient les uns entièrement bleus, les autres panachés de bleu et de blanc; quelques-uns de ces derniers avaient une chair où le blanc prédominait.

L'examen des témoins m'a montré que ce dernier phénomène existait, plus rarement et moins prononcé, il est vrai, chez les témoins. On ne saurait donc sûrement attribuer à la greffe la modification de couleur que j'ai observée. En semblable cas, la prudence est indispensable.

(1) Ed. Lefort, *Bull. de la Soc. nat. d'agricult.*, 1894.

Je recommencerai l'expérience inverse ; s'il y a panachure, ce sera cette fois bien concluant.

J'ai greffé entre elles, sur tiges, des Pommes de terre Early rose et diverses autres variétés à épiderme blanc ou jaune. Je n'ai obtenu aucune modification bien nette dans la couleur de l'épiderme. On conçoit d'ailleurs que la modification de la chair puisse être indépendante de celle de l'épiderme et *vice versa*.

2. Variations dans la structure des organes végétatifs. — L'on a admis jusqu'ici que la greffe ne modifie point d'une façon très sensible la nature d'une plante (1). Ainsi, une plante ligneuse greffée sur une plante herbacée ne change point la nature de cette dernière, abstraction faite bien entendu des variations de nutrition générale dont j'ai parlé précédemment. C'est ainsi que la greffe d'une Pivoine arborescente sur une Pivoine herbacée ne modifie point la structure de cette dernière, qui reste herbacée dans toute son étendue (2).

Mes expériences sur la greffe des *Helianthus* m'ont fait voir que cette opinion est erronée, du moins quand on la formule d'une façon aussi absolue.

J'ai greffé l'*Helianthus lætiflorus*, plante vivace, sur l'*Helianthus annuus*, plante annuelle.

La première est de taille plus faible. Elle possède une tige très ligneuse, au centre de laquelle s'observe une moelle peu développée. Son épiderme est vert sombre ; de nombreux poils raides le recouvrent ; ces poils sont caducs avec l'âge et la tige finit par devenir glabre et couverte de len-

(1) Lamarck croyait possible la transformation d'une plante ligneuse en plante herbacée (*Philosophie zoologique*. Paris, 1809, t. I, p. 226). Godron est d'un avis contraire et considère l'état ligneux et l'état herbacé comme d'excellents caractères spécifiques (*De l'espèce et des races dans les êtres organisés*. Paris, 1859). L'opinion de Godron est partagée par la plupart des naturalistes.

(2) Decaisne, *De la greffe herbacée* (C. R., 1847, etc.).

ticelles brunes plus ou moins larges, mais nombreuses.

La seconde est de taille plus élevée. Elle possède une tige à moelle prédominante très épaisse, à bois très peu développé (fig. 5). Son épiderme est vert pâle ; ses poils sont persistants, les lenticelles rares et peu apparentes. Aussi, les différences d'aspect entre les deux végétaux greffés sont telles qu'on ne saurait les confondre, même en les examinant superficiellement.

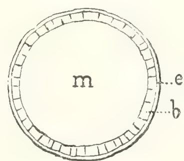


Fig. 5. — Coupe d'un *Helianthus annuus* témoin. — La moelle *m* est très étendue par rapport au bois *b*, qui représente à peine le 1/10e de la surface de section, et est beaucoup moins lignifié que dans la figure 1 ; *e*, écorce. (Grossissement 1 diamètre 1/2.)

Or, après la greffe, les sujets ont présenté de bonne heure avec les témoins des différences extrêmement remarquables et importantes.

Ainsi leur tige, au 1er octobre, était parfaitement vivante encore tout comme les racines, quand les témoins étaient entièrement morts. Elle avait perdu tous ses poils, qui étaient remplacés par de larges et nombreuses lenticelles. Sa couleur gris cendré verdâtre s'était modifiée complètement ; elle était passée au brun vert sombre, de telle sorte que l'épiderme du sujet rappelait à s'y méprendre celui du greffon.

L'épaisseur de la tige sujet était de 65 millimètres de diamètre, quand les plus forts témoins accusaient un diamètre de 15 à 20 millimètres au plus. La greffe avait donc causé un accroissement en diamètre pouvant être évalué à trois ou quatre fois l'épaisseur normale.

Le système radiculaire du sujet se composait de deux parties, parce que ce sujet se composait primitivement de deux régions : sa racine proprement dite et une portion de tige de 75 millimètres, qui avait été enfoncée dans le sol au moment de la mise en place définitive de la greffe. Il y avait donc les racines normales primitives et les racines adventives qui s'étaient développées sur la portion de tige enterrée.

Toutes ces racines formaient un chevelu inextricable, qui

n'était en rien comparable au faible chevelu des témoins (fig. 3, Pl. III).

La racine principale primitive avait elle-même suivi le développement exagéré de la tige et elle possédait une grosseur anormale.

Voilà pour les caractères extérieurs. Passons maintenant aux caractères intérieurs.

Le développement si curieux du sujet m'avait fait penser à première vue que je me trouvais en présence d'une tuberculisation de ce sujet, dont les tissus se seraient ainsi adaptés au rôle de magasin de réserve sous l'influence d'un greffon à rhizomes traçants et riche en produits se transformant en inuline au moment de la mise en réserve.

L'examen histologique m'a montré qu'il n'en était rien. Je n'ai pas trouvé trace d'inuline dans le sujet qui se trouvait presque en entier formé d'un bois fort dur, disposé comme dans le greffon, et présentant la plus grande analogie avec le bois de celui-ci. La moelle, si développée dans les Soleils annuels (fig. 5), avait presque entièrement disparu dans toute l'étendue du sujet.

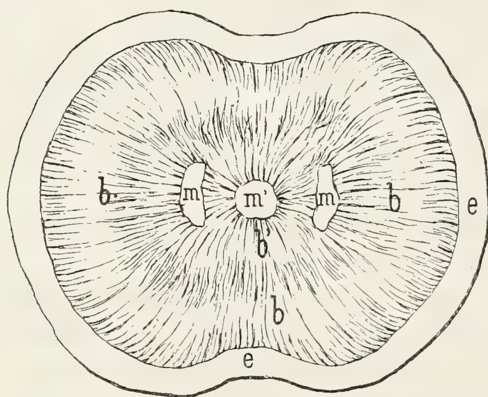


Fig. 6. — Coupe au niveau de la greffe d'*Helianthus lætiflorus* sur *Helianthus annuus*. — *m'*, *b'* et *e'*, moelle, bois et écorce du greffon, parties qui sont normales, sauf l'écorce plus épaisse; *m*, *m*, restes de la moelle du sujet au moment du greffage; *b*, *b*, *b*, bois du sujet, très durs et très épais, qui enveloppent le greffon et se confondent avec les bois de celui-ci dont ils ont l'aspect et la disposition; *e*, *e*, écorce du sujet considérablement hypertrophiée. Comparer à la figure 5, p. 145. (Grandeur naturelle.)

L'écorce elle-même était plus épaisse qu'à l'ordinaire, mais son augmentation n'était pas comparable à celle des tissus ligneux (fig. 6).

Au niveau de la greffe, j'ai remarqué un écoulement inter-

mittent d'une substance mucilagineuse, soluble dans l'eau et dans l'essence de térébenthine : c'est donc une gomme-résine spéciale. Son aspect extérieur, après une exposition de quelques jours à l'air, était celui de la gomme des Rosacées à fruit à noyau, mais elle en différait par un goût de résine prononcé et ses propriétés chimiques.

Comment expliquer les changements de structure que je viens de décrire ?

Les plantes vivaces possèdent deux moyens pour se maintenir vivantes pendant l'hiver : ou bien elles produisent un tubercule ; ou bien elles lignifient leurs tissus.

J'ai démontré ailleurs (1) que l'inuline ne peut passer d'une plante qui en fabrique dans une plante qui n'en fabrique pas normalement. La tuberculisation exigée par le greffon ne saurait donc s'effectuer dans le sujet, qui est incapable de fabriquer de l'inuline avec les matériaux de la sève élaborée qui lui sont fournis par l'*Helianthus lætiflorus*.

Les réserves étant impossibles à emmagasiner sous cette forme, le sujet use de la faculté que possède toute plante d'augmenter son tissu ligneux, de telle sorte qu'il y a une remarquable suppléance physiologique entre la lignification et la tuberculisation.

Malheureusement, je n'ai point observé d'yeux adventifs sur le sujet, ce qui n'a pas permis à celui-ci de devenir en réalité vivace ; mais cela ne prouve nullement qu'en répétant ce genre de greffes on n'arriverait pas à obtenir un tel résultat.

Des phénomènes de variation dans la structure du greffon m'ont été fournis par les greffes des *Helianthus globulus* et *annuus* sur *Helianthus lætiflorus* et d'*Helianthus grandiflorus sulphureus fl. simplex* sur *Helianthus tuberosus*.

Dans les premières, le greffon était lignifié sur une étendue de 7 centimètres à partir du niveau de la greffe. L'épaisseur

(1) L. Daniel, *Recherches morphologiques et physiologiques sur la greffe* (Rev. gén. de Bot., 1895).

de l'anneau ligneux était de 2,5 millimètres au moins dans cette région quand, dans la région non modifiée, il avait à peine 1 millimètre. Le bois modifié était aussi beaucoup plus dur que celui des plantes normales et il avait la dureté et l'aspect de celui de l'*Helianthus lætiflorus*.

Les caractères extérieurs de l'épiderme formaient eux-mêmes le passage le plus net entre ceux du sujet et ceux du greffon. Au voisinage du niveau de la greffe, sur le bourrelet et à quelques centimètres au-dessus, l'épiderme du greffon rappelait celui du sujet. Plus haut, ces caractères s'atténuaient pour reprendre leur forme normale dans la région non modifiée.

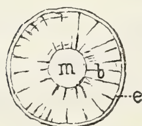


Fig. 7. — Coupe d'un greffon d'*Helianthus grandiflorus* dans la région voisine du sujet *Helianthus tuberosus*. — *m*, moelle très réduite; *b*, bois très développé, occupant les 2/3 de la section; *e*, écorce peu épaisse comme dans les témoins. (Grossissement 1 diamètre 1/2.)

Dans les greffons d'*Helianthus grandiflorus* placés sur Topinambour, l'action du sujet était plus prononcée encore sur le greffon, dont la structure est la même que celle de l'*Helianthus annuus* (fig. 5). La région influencée atteignait de 25 à 30 centimètres suivant les échantillons. L'épaisseur du bois était de 2,5 à 5 millimètres, et sa dureté très accusée (fig. 7).

La soudure était en même temps bien curieuse dans quelques-unes de ces greffes. Des racines adventives développées sur le greffon dans la région cicatricielle avaient pénétré dans le sujet, après être restées distinctes sur une longueur de 1 à 2 centimètres, et elles s'étaient ensuite soudées au sujet, rappelant à partir de ce point la greffe directe ordinaire.

Ces modifications de l'*Helianthus annuus* sont intéressantes d'autre part en ce sens qu'elles démontrent que l'on ne saurait comparer dans tous les cas l'hybridation directe par la greffe avec l'hybridation sexuelle.

On sait en effet que dans les hybrides sexuels, il y a un fait habituel que les caractères du *mâle* s'imprègnent avec

plus d'évidence sur les organes de la reproduction, surtout en ce qui concerne la couleur des corolles, tandis que les caractères du type femelle dominent au contraire sur les organes de la végétation.

Les mêmes modifications observées dans deux catégories de greffes où l'*Helianthus annuus* est tantôt sujet, tantôt greffon, montrent que l'on ne peut attribuer par comparaison le rôle de *mâle* ou celui de *femelle* à un sujet ou un greffon, au moins quand il s'agit de la transmission directe de certains caractères végétatifs dans les hybrides de greffe.

II. — Arbres.

L'influence du sujet sur le greffon et réciproquement dans les végétaux ligneux a, comme je l'ai dit dans l'introduction, donné lieu à des affirmations et à des négations sans nombre.

Je ne veux point décrire tous les cas observés, car leur authenticité a été maintes fois contestée. Je me bornerai à rapporter ici : 1° les très intéressantes observations de M. Louis Simon, horticulteur à Plantières, près Metz, qui a bien voulu me les communiquer avec des photographies et des échantillons à l'appui ; 2° le cas du *Cytisus Adami*.

1° Le Néflier de Bronvaux. — « Il existe à Bronvaux, près de Metz, m'écrit M. Simon, un Néflier plus que centenaire, greffé sur Épine blanche. Un peu au-dessous de la greffe, le sujet, c'est-à-dire l'Épine blanche, a donné naissance à une branche de Néflier.

« Cette branche diffère de la partie greffée (greffon) de l'arbre en ce qu'elle est épineuse (fig. 5, Pl. IV), et qu'au lieu de porter des fleurs solitaires, ces dernières sont réunies en une inflorescence portant jusqu'à 12 fleurs blanches, mais semblables à celles du Néflier (fig. 6 et 7, Pl. IV) ; les fruits sont des nèfles, mais ils sont assez petits et aplatis.

« Comme on le voit, tous ces caractères sont tout à fait

intermédiaires entre l'Épine blanche et le Néflier. Les rameaux sont épineux comme ceux de l'Épine; les fleurs sont disposées en corymbe comme celle de l'Épine et elles ont la forme et la couleur de celles du Néflier, bien qu'elles ne soient pas solitaires comme dans le greffon. Enfin les fruits, quoique modifiés, sont des nèfles.

« Sur ces mêmes branches, il s'en est développé une autre qui a un feuillage intermédiaire entre le Néflier et l'Épine; ses fleurs sont disposées en corymbe comme celles de l'Épine blanche; elles ressemblent plutôt à des fleurs d'Épine blanche qu'à des fleurs de Néflier, mais leur calice est plus développé, et leur corolle est rose et non blanche. Le fruit est petit, allongé, *de couleur de nèfle*.

« Les jeunes feuilles sont semblables à celles de l'Épine, mais elles sont tomenteuses comme celles du Néflier, tandis que les feuilles normales sont totalement glabres. Sur les vieilles pousses, les feuilles sont moins découpées et souvent même elles sont entières comme celles du Néflier (fig. 3, Pl. IV).

« Enfin, cet arbre a produit, également en dessous de la greffe, une autre branche bien curieuse. La partie inférieure de cette branche est de l'Épine blanche ordinaire, mais elle se transforme à son extrémité en un rameau tout différent, portant des feuilles duveteuses comme celles du Néflier (fig. 4, Pl. IV). La base de ce rameau est donc *normale* quand son extrémité devient *intermédiaire* entre l'Épine et le Néflier. Cette partie de la plante n'a pas encore fleuri, n'ayant que trois ou quatre ans. »

De chacune de ces trois formes, M. Simon a fait des greffes qui conservent leurs caractères.

La dernière branche a donné, en 1898, à la fois des rameaux de Néflier et des rameaux d'Épine blanche. Les caractères spécifiques, *fusionnés* à la suite de la greffe, se sont donc séparés ensuite.

Ce singulier dédoublement existe aussi dans le *Cytisus Adami*, ainsi que je l'indiquerai tout à l'heure.

Il était intéressant, étant donnée l'importance de ces faits, d'avoir sur l'origine de l'arbre en question les renseignements aussi complets que possible. M. Simon m'a écrit que la personne qui lui a signalé ce curieux spécimen est âgée de soixante-quinze ans, et que le grand-père de cette personne le connaissait déjà. La greffe peut donc dater d'environ cent cinquante ans.

M. Simon termine ainsi sa lettre :

« Le cas curieux qui s'est produit sur cet arbre prouve bien l'influence du greffon sur le sujet, opinion que nous avions déjà depuis longtemps, mais dont nous n'avions pas une preuve assez manifeste. Nous savons qu'en le faisant connaître nous aurons des contradicteurs, *mais il faudra bien qu'ils s'inclinent devant les faits* (1) : *l'arbre est là à leur disposition*. Quand on nous a signalé cet arbre, nous aussi avons été incrédule et nous n'avons cru, comme saint Thomas, qu'après avoir vu, tellement cela semblait invraisemblable. »

2° *Le Cytisus Adami.* — Le *Cytisus Adami* est, lui, un très remarquable exemple de l'influence spécifique du sujet sur le greffon, comme le précédent est un cas précieux d'influence spécifique du greffon sur le sujet.

Il fut obtenu, en 1826, par J.-L. Adam. Cet horticulteur avait greffé en écusson un certain nombre de Cytises pourpres (*Cytisus purpureus*) sur le *Cytisus Laburnum*. L'un des écussons bouda un an et donna ensuite plusieurs scions dont l'un, plus vertical et à feuilles plus grandes, fut multiplié par la greffe. C'est ce rameau qui fut l'origine du fameux *Cytisus Adami*, plante qui présente à la fois sur certaines branches les caractères fusionnés des deux espèces greffées, sur d'autres branches les caractères disjoints de chaque variété, et qui offre la particularité d'être stérile.

Le *Cytisus Adami* produit, en effet, tantôt des fleurs

(1) Voy. E. Jouin (chef des cultures de M. Simon), *Peut-on obtenir des hybrides par le greffage* ? (Le Jardin, 20 janvier 1899).

pourpres comme le *Cytisus purpureus*, tantôt des fleurs jaunes comme le *Cytisus Laburnum*, tantôt, enfin, des grappes d'une couleur sale comme celle qu'on obtiendrait en mélangeant artificiellement du pourpre et du jaune sur une palette.

Malheureusement, M. Adam n'avait pas conservé la greffe qui avait fourni le *Cytisus Adami*. Aussi a-t-on émis des doutes sur l'authenticité de cette expérience. Godron (1) considère le *Cytisus Adami* et la *Bizarria* [orange monstrueuse, dont le fruit est à moitié orange et à moitié citron (Voy. plus loin)] comme des hybrides extraordinaires très difficiles à expliquer. D'après lui, l'hybridation se serait accompagnée d'une greffe naturelle d'embryons multiples. Poiteau considère le Cytise d'Adam comme un hybride sexuel, et croit que M. Adam a pris un rameau de Cytise poussé sur le sujet pour un rameau du greffon. Morren est du même avis; il dit textuellement qu'il combat la théorie de Caspary (qui considère le *Cytisus Adami* comme un hybride de greffe) « avec conviction, parce que cette opinion est *paradoxale*, qu'elle vient à l'encontre des principes de physiologie végétale et ne s'appuie sur aucune observation formelle (2) ».

A propos de ces faits, M. Simon, qui voit avec raison un rapprochement très net entre eux et le cas du Néflier de Bronvaux, me fait part de remarques très judicieuses.

« La supposition de Poiteau, m'écrit-il, qui croit que M. Adam s'est trompé et a pris un rameau développé sur le sujet au lieu d'une branche développée sur le greffon, doit être écartée, car un praticien ne peut se tromper de la sorte, vu la grande différence entre les deux Cytises. Avant de faire des multiplications, M. Adam a certainement regardé son sujet avec attention. Il est à remarquer que la plupart des

(1) Godron, *De l'espèce et des races dans les êtres organisés*. Paris, 1859.

(2) C'est l'opinion contraire qui est paradoxale, ainsi que les faits se chargent de le démontrer, non seulement dans les plantes herbacées, mais encore dans les arbres : le Néflier de Bronvaux en est la meilleure preuve.

auteurs d'ouvrages dendrologiques donnent le *Cytisus Adami* comme hybride du *Cytisus Laburnum* et du *Cytisus purpureus*. Quant à nous, d'après les dires de M. Adam, l'obtenteur, nous avons la conviction qu'il s'agit d'un accident causé par l'influence du sujet sur le greffon. »

Je partage entièrement cet avis moi-même, d'après mes greffes herbacées où j'ai observé des mélanges non seulement dans les caractères de l'appareil végétatif, mais aussi, comme on va le voir dans le paragraphe suivant, dans l'appareil reproducteur.

§ IV. — Variations spécifiques dans l'inflorescence, la fleur et le fruit.

Les modifications produites par la greffe dans les organes de la reproduction varient suivant les plantes que l'on considère et suivant la nature de l'organe.

Avec le procédé de la greffe ordinaire, je n'ai jusqu'ici pas remarqué beaucoup de variations dans l'inflorescence que l'on puisse nettement considérer comme spécifiques, au même titre que celles de la fleur si remarquable de l'Épine blanche de Bronvaux.

Je ne puis citer à cet égard que la greffe d'*Helianthus annuus* sur *Helianthus lætiflorus* et celle d'*Helianthus grandiflorus* sur Topinambour, à un moindre degré.

Dans la première greffe, le greffon a produit 12 capitules plus petits, espacés en grappe, et non groupés en une sorte de corymbe comme dans les témoins, qui en portaient seulement 4 ou 5. Les bractées à l'aisselle desquelles partaient les pédoncules étaient aussi quelque peu différentes des bractées normales.

Les fleurs étaient aussi semblables à celles des témoins. Cependant, dans quelques capitules, diverses fleurs n'étaient plus aussi nettement ligulées et leur corolle affectait la forme d'un tube irrégulier en cornet.

On peut voir, dans la transformation de l'inflorescence et

la ramification exagérée de l'axe, l'influence directe d'un sujet très ramifié. Quant à la modification de la fleur, elle ne peut être considérée comme spécifique, et elle montre que l'influence spécifique peut s'exercer en même temps que d'autres influences de nutrition générale, comme elle peut produire des accidents tératologiques.

Les greffons d'*Helianthus grandiflorus* ont de même présenté la transformation du corymbe de capitules en grappe allongée.

Quant à la fleur proprement dite, je citerai le cas de la greffe de la Pomme de terre. J'avais greffé entre elles deux variétés de Pommes de terre, l'une à fleurs bleues, l'autre à fleurs blanches.

J'ai constaté, au moment de la floraison, que les greffons de la Pomme de terre à fleurs bleues ont donné des pétales de teinte bleu pâle, de couleur assez exactement intermédiaire comme teinte entre les fleurs normales de la variété bleue et celles de la variété blanche.

Mais c'est surtout dans le fruit des plantes herbacées (1) que j'ai remarqué les exemples les plus curieux et les plus nets d'influence spécifique.

Je n'ai pas à revenir longuement ici sur les greffes de Haricot noir de Belgique sur le Soissons gros, au point de vue de la saveur et du parchemin. Ces modifications sont évidemment de nature spécifique. J'insisterai plus spécialement sur les greffes de Solanées alimentaires qui m'ont fourni les résultats les plus probants.

1. Greffes de Piment sur Tomate. — Ces greffes,

(1) Des modifications spécifiques du même genre ont été récemment indiquées dans le fruit du Pommier par M. Rytov (*Moniteur de la Société impériale d'horticulture de Russie*). Une greffe de Pomme « *Antonovka ordinaire* » sur du « *Sladkaiabel* » a produit des fruits de « *Sladkaia Antonovka* », (Cf. *Bulletin de la Société nationale d'Horticulture de France*, nov. 1898, p. 1097). N'est-ce pas là la meilleure réponse à faire aux pomologues qui m'ont fait, au Congrès de la Société pomologique de France à Rennes (1897), l'objection que mes expériences s'appliquaient aux plantes herbacées, *mais ne sauraient concerner les arbres fruitiers*? (Voy. C. R. du Congrès dans le journal *La Pomologie française*, Lyon, 1897).

ainsi que celles de Tomate sur Piment, de Piment sur Aubergine et *vice versa* réussissent facilement.

La floraison des greffons est quelque peu retardée par le greffage, à cause des variations de nutrition générale, mais ce retard est facile à éviter en semant sur couches de bonne heure et en greffant aussitôt que les plants sont suffisamment gros.

Sur l'une des greffes de Piment conique sur Tomate rouge grosse, à fruit côtelé et aplati, j'ai obtenu de nombreux fruits coniques de taille et de forme normales, et un fruit aplati, côtelé, ayant exactement la forme du fruit de la Tomate servant de sujet (fig. 1, Pl. III). Ce fruit était aussi beaucoup plus gros que les autres.

A maturité, les fruits normaux et le fruit modifié avaient la même couleur rouge, caractéristique des Piments non greffés.

2. Greffes d'Aubergine sur Tomate. — Toutes les variétés de Tomates et d'Aubergine se greffent facilement les unes sur les autres, et leur vigueur relative ne dépend que des rapports existant entre les capacités fonctionnelles du sujet et du greffon.

J'ai obtenu, avec une greffe d'Aubergine longue violette, à fruit lisse, allongé, pyriforme, sur Tomate rouge grosse, à fruit aplati et côtelé, trois fruits de forme différente sur un même greffon :

a. Des fruits *pyriformes* violets, ayant la forme typique des fruits normaux de l'Aubergine longue violette (fig. 8) ;

b. Des fruits *ovoïdes* violets, ayant la forme exacte de l'Aubergine à fruit blanc (*Solanum ovigerum*) (fig. 9) ;

c. Enfin des fruits *aplatis*, *côtelés*, rappelant le fruit de la Tomate rouge grosse servant de sujet (fig. 10).

Ces fruits modifiés contenaient des ovules à des degrés divers de développement, mais aucun n'avait produit de graines bien formées : toutes avaient avorté de bonne heure.

Je citerai encore, comme résultat intéressant, le cas d'une



Fig. 9. — Fruit modifié ovoïde, obtenu à la suite de la greffe dans un greffon d'Aubergine longue violette.

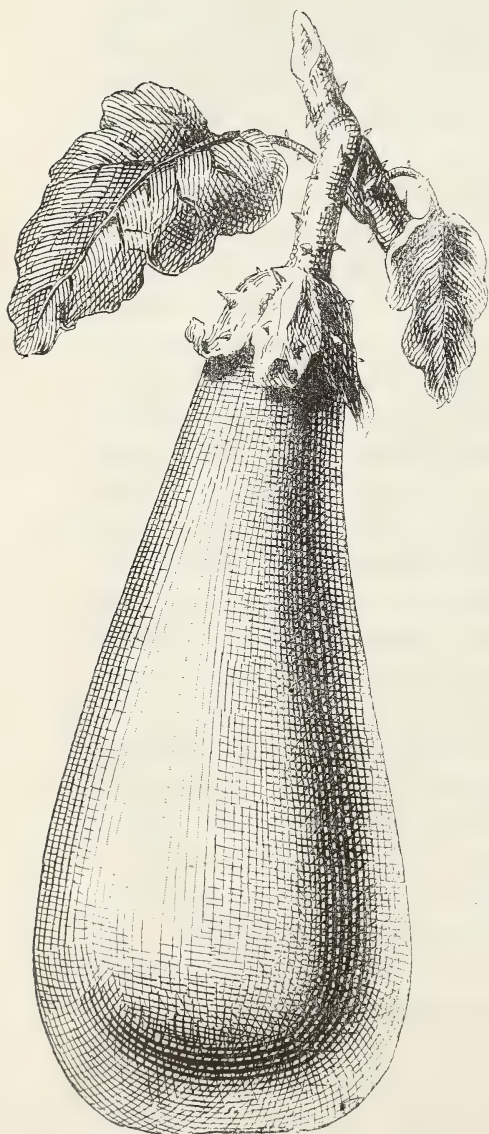


Fig. 8 — Fruit normal de l'Aubergine longue violette.

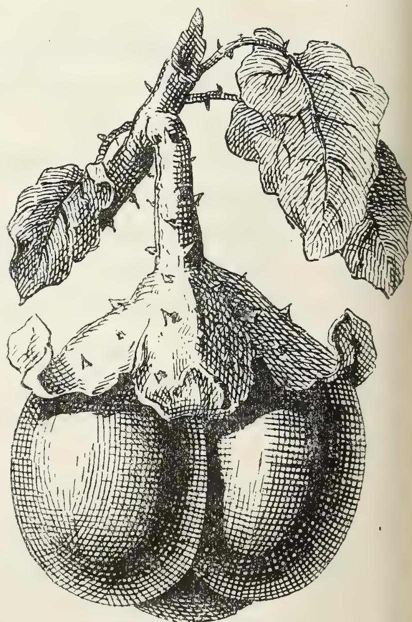


Fig. 10. — Fruit arrondi côtelé obtenu sur un greffon d'Aubergine longue violette, à la suite de sa greffe sur Tomate à fruit côtelé.

série de greffes d'Aubergine blanche à calice non épineux sur Aubergine violette à calice épineux, greffes effectuées au laboratoire de Fontainebleau en 1898. Dans bon nombre d'exemplaires, des aiguillons apparurent sur le calice du greffon à la suite de la greffe sur Aubergine violette.

3. Greffes de Tomates entre elles. — Les diverses variétés de Tomates se greffent les unes sur les autres avec une facilité plus grande encore que toutes les Solanées précédentes, bien que personne ne se soit, jusqu'ici, avisé de le faire.

J'ai obtenu des résultats concernant l'influence spécifique avec les greffes de Tomate jaune ronde greffée sur diverses variétés de Tomates rouges à côtes : Rouge grosse hâtive, Reine des hâtives, etc.

Dans toutes ces greffes, la Tomate jaune ronde a donné des fruits plus gros, mais ce n'est que dans quelques greffons seulement que la forme du fruit a été complètement modifiée.

Des greffons de Tomate jaune ronde placés sur Tomate rouge naine hâtive m'ont fourni, à la fois, de nombreux fruits sphériques comme ceux de la variété jaune ronde ; des fruits aplatis mais lisses, et des fruits còtelés mais ronds, intermédiaires à des degrés divers entre les fruits des témoins des deux variétés greffées ; enfin, des fruits aplatis, côtelés, ayant absolument la forme des fruits du sujet.

Ces derniers étaient surtout nombreux sur les branches situées au voisinage du bourrelet.

La couleur de tous ces fruits était celle de la Tomate jaune ronde ; c'est à peine si quelques-uns d'entre eux présentaient quelques traces de rougeâtre. La chair était également jaune.

Je signalerai encore, dans ces greffes, une variation de forme et d'aspect dans l'appareil végétatif. On sait que la Tomate rouge grosse hâtive a un port trapu et des feuilles qui se replient d'une façon assez caractéristique. La Reine des Hâtives a un port plus élancé et des feuilles plus fermes ;

la Tomate jaune ronde est plus élancée encore, ce qui permet facilement de distinguer ces deux dernières variétés de la première.

Greffée sur Reine des Hâtives, la Tomate rouge grosse hâtive a conservé son aspect dans quelques échantillons, mais d'autres exemplaires étaient plus élancés et s'éloignaient du type.

Greffés sur Tomate jaune ronde, quelques greffons sont restés trapus, mais à rameaux moins fournis, et d'autres sont devenus élancés, avec des feuilles fermes et un port semblable à celui du sujet. Dans les deux cas, le fruit n'a pas été modifié d'une façon bien sensible.

En résumé, dans tous ces exemples, *la variation spécifique s'est effectuée* avec une intensité très différente suivant les plantes greffées et même suivant les parties considérées d'un même greffon, comme si elle s'était localisée sur les greffons les moins résistants à la variation et même sur les régions les plus malléables de ces individus, et cela, qu'il s'agisse des arbres ou des plantes herbacées.

A la suite de cette variation, il s'est produit, suivant les cas, un mélange plus ou moins complet des caractères du sujet et du greffon, ou bien ces caractères, après leur fusion, se sont disjoints et se sont maintenus séparés sur un même greffon ou un même sujet.

B. — LA THÉORIE.

Les faits assez nombreux que je viens de rapporter montrent très nettement que sujet ou greffon peuvent, après la greffe, acquérir directement certains caractères distinctifs des variétés associées ; l'existence d'*hybrides de greffe* ne saurait donc plus être mise en doute.

Cette conclusion pouvant être critiquée par ceux qui ne veulent point admettre l'action directe du *soma* sur la variation,

il est nécessaire de discuter ici l'interprétation que l'on doit donner aux faits que j'ai rapportés.

Deux hypothèses peuvent seules être mises en avant :

Ou il s'agit bien d'une réaction mutuelle spécifique des plantes associées par la greffe ;

Ou il s'agit de phénomènes de xénies produits par la fécondation croisée ou l'excitation fonctionnelle causée par la fécondation.

Les personnes qui refusent d'admettre l'influence réciproque spécifique du sujet et du greffon adopteront sans doute cette dernière hypothèse.

En effet, la transformation partielle des fruits des Solanées et des Légumineuses, le mélange des caractères des variétés qui s'est produit comme dans l'hybridation sexuelle évoque à l'esprit l'idée d'une fécondation croisée qui serait cause des effets observés.

Que l'embryon, en se développant, réagisse sur l'ovaire qui le porte et que cette réaction soit spécifique, ce sont là des faits désignés sous le nom de *xénies* par les philosophes-naturalistes, mais que la majeure partie d'entre eux n'accepte que sous toutes réserves (1).

Or, les xénies, précisons bien, concernent exclusivement l'ovaire développé, c'est-à-dire le fruit, et je ne sache pas qu'on ait jamais remarqué que l'influence de l'embryon ou l'excitation fonctionnelle consécutive à la fécondation aient modifié d'autres parties et surtout l'appareil végétatif, ces parties étant pour la plupart adultes au moment où se produit l'action perturbatrice.

Ceci posé, discutons, à ce point de vue, les phénomènes d'influence spécifique que j'ai observés dans mes greffes.

S'il s'agit de xénies, *la fécondation croisée a eu lieu.*

Quand il s'agit de variétés de Tomates, le croisement est

(1) « Quant aux faits de xénie et de télégonie, on pourrait peut-être leur trouver une explication, mais ils sont trop mal démontrés pour que la théorie ait à en tenir compte. » (Y. Delage, *Structure du protoplasma et théorie de l'hérédité*, p. 705, à l'analyse de la théorie des déterminants de Weissmann. Paris, 1895.)

évidemment possible, si l'on n'a pas soin de l'empêcher, car on sait que les variétés d'une même espèce se fécondent assez facilement entre elles.

A cet égard, je dois dire que mes témoins étaient placés côte à côte, et offraient la plus complète promiscuité entre les variétés sur lesquelles j'opérais. Cependant je n'ai point remarqué dans ces témoins des phénomènes comparables à ce que j'ai observé dans les Tomates greffées.

De même, dans les Haricots, je n'ai point observé traces de xénies sur les témoins.

Ces résultats montreraient déjà, si l'on admet que les modifications remarquées sur les greffons sont des xénies, que les xénies sont au moins amenées plus fréquemment par l'opération de la greffe, qui favoriserait l'action morphogène de l'embryon sur les tissus encore peu différenciés voisins.

Mais s'il s'agit, dans l'espèce, de xénies survenant après un croisement, comment semblables phénomènes se produiraient-ils chez le Piment qui appartient au genre *Capsicum* et ne s'hybride pas avec la Tomate qui appartient au genre *Lycopersicum*? En effet, Herbert (1) n'a jamais réussi à hybrider les plantes de genres différents dans les Solanées.

Kœlreuter, un des plus habiles dans la matière, n'a pas obtenu de meilleurs résultats.

Si l'on admettait l'hypothèse d'une hybridation sexuelle, il faudrait alors conclure que la greffe favorise la fécondation croisée entre genres voisins.

Cela serait bien possible, et Darwin (2) signale sous ce rapport un fait curieux qui démontre l'influence de la greffe sur la fécondation. « Le *Passiflora alata* ne peut produire du fruit que grâce à l'intervention d'un pollen étranger. Or, d'après Munro, M. Donaldson ayant greffé le *Passiflora alata* sur une espèce différente, le *P. alata* s'est fécondé lui-même, a continué depuis à se féconder ainsi et à produire des fruits en abondance. »

(1) Herbert, *Amaryllidacæ*, etc. London, 1837, p. 378.
(2) Darwin, *De la variation des animaux et des plantes*, t. II, p. 146.

Cette influence de la greffe sur la fécondation des plantes greffées aurait une grande importance pratique, si elle était bien démontrée. Le fait cité par Darwin est un argument puissant en faveur des xénies, et si je ne possédais, en fait d'exemples d'influence du sujet et du greffon, d'autres faits que les modifications spécifiques des fruits des Solanées et des Légumineuses, la théorie de la réaction des protoplasmas serait bien compromise, d'autant plus qu'il serait facile d'expliquer l'inégalité des modifications dans les divers fruits et dans les divers greffons par l'absence d'hybridation ou un croisement différent.

Cependant, mon expérience de l'Aubergine greffée sur la Tomate montre que si la modification du fruit est la conséquence d'un croisement, cette variation est produite dès le début de la fécondation seulement, puisque le fruit modifié de l'Aubergine ne contenait pas de graines, mais des ovules ayant avorté de très bonne heure.

C'est que, me dira-t-on, l'excitation fonctionnelle produite par la fécondation croisée suffit à produire des xénies, et cela indépendamment du développement de la graine. La preuve, c'est que Darwin (1) cite des exemples d'un développement d'un ovaire non fécondé en fruit à la suite d'une irritation mécanique.

Je veux bien admettre encore cette hypothèse, mais si la production de xénies peut être raisonnablement invoquée dans l'explication des faits d'influence de la greffe sur les fruits, il n'en est plus de même dans les autres cas, comme dans la greffe des plantes qui se reproduisent par voie végétative et voie sexuelle à la fois et dans celles surtout qui se reproduisent exclusivement par voie agame.

Qu'à la suite d'une fécondation croisée, la Pomme de terre donne des tubercules possédant des caractères mixtes, il faudrait admettre que les xénies portent non seulement sur le fruit, mais encore sur l'appareil de repro-

(1) Darwin, *loc. cit.*

duction agame, par une sorte de *corrélation singulière* entre les deux modes de reproduction.

Mais comment expliquer, par une semblable réaction, la variation du Topinambour sous l'influence de l'*Helianthus lætiflorus*, par exemple, puisque le Topinambour ne produit pas de graine sous notre climat, pas plus que l'*Helianthus lætiflorus*? Il faudrait encore invoquer l'*excitation fonctionnelle*, qui *agirait alors à distance sur les bourgeons.*

Tout cela serait bien compliqué et bien extraordinaire, et ne suffirait pas encore à expliquer la modification des organes formés presque complètement au moment où la fécondation a lieu et parfois très éloignés de la fleur, par suite du centre d'action morphogène.

Les xénies ne peuvent en effet s'appliquer au changement de la fleur de la Pomme de terre, à l'apparition d'épines sur une variété d'Aubergine n'en possédant pas, au changement d'inflorescence des *Helianthus annuus* et *grandiflorus*, à la variation des feuilles de ces *Helianthus*, à celles de l'Épine blanche de Bronvaux, aux modifications de structure des *Helianthus*, etc.

Il faudrait pour cela admettre qu'un pollen étranger pût faire ressentir son action sur des organes formés avant même qu'il soit développé, avant que le croisement se soit effectué !

Dans tous ces derniers exemples, une seule cause peut être invoquée raisonnablement : c'est la réaction mutuelle des protoplasmas différents du sujet et du greffon qui produit une *hybridation asexuelle*, comparable jusqu'à un certain point à l'hybridation sexuelle, dont elle affecte l'allure générale par l'inégalité de ses effets suivant les plantes considérées.

On comprend que cette action puisse dès lors affecter, suivant les cas, toutes les régions de la plante qui sont encore malléables au moment où s'exerce cette action et pourquoi elle atteint plus spécialement dans beaucoup de

cas les organes reproducteurs, parce que c'est le lieu de convergence d'un grand nombre de produits fabriqués par l'appareil végétatif et le point de la plante où se trouvent le plus de tissus en voie d'évolution, c'est-à-dire de parties plus facilement modifiables.

Que cette action soit plus rare dans les arbres que dans les plantes herbacées, cela ne se comprendrait pas avec les xénies, mais c'est une conséquence toute naturelle de la théorie de la *réaction mutuelle.* En effet, les tissus ligneux sont très différenciés et formés par un squelette rigide ; ce sont eux qui prédominent dans les arbres et s'opposent au changement de forme. Mais dans les plantes herbacées, ce sont les parenchymes qui composent en majeure partie le corps de la plante : ces tissus sont peu différenciés, repassent facilement à l'état de méristèmes et sont par conséquent presque aussi malléables que les méristèmes eux-mêmes sous l'influence des variations de milieu.

Les plantes herbacées changeront donc plus facilement de caractère sous l'influence de la greffe que les plantes ligneuses, ce qui est alors conforme à l'expérience comme à la théorie.

Dans la greffe ordinaire, le sujet possède peu de parties vertes par rapport au greffon. Les sèves élaborées séparément par le sujet et le greffon réagissent mutuellement, mais d'une façon très *inégale.*

Le sujet, dont les tissus nouveaux sont chaque année, dans les arbres, fournis en grande partie par le greffon, devra se modifier plus facilement que celui-ci.

Ainsi s'explique la réaction plus profonde observée dans le Néflier de Bronvaux, le *Cytisus Adami,* etc. Je suis persuadé que si l'on n'a pas observé plus souvent de semblables phénomènes, cela tient à ce qu'on supprime les pousses du sujet dans toutes les greffes ordinaires.

CHAPITRE III

SÉPARATION PARTIELLE DE L'INFLUENCE DE NUTRITION GÉNÉRALE ET DE L'INFLUENCE SPÉCIFIQUE PAR LA GREFFE-MIXTE.

Les deux chapitres précédents ont été consacrés aux faits qui démontrent l'existence dans la greffe de deux catégories d'influence distinctes : les unes, produites par un changement de nutrition générale, n'atteignent pas directement les caractères spécifiques ; les autres, produites par les réactions mutuelles de deux protoplasmas différents, mélangent au contraire en partie ces caractères.

C'est ce qui se passe dans la greffe ordinaire où l'on ne laisse point de pousses feuillées au sujet, *du moins à demeure*.

Il me reste à montrer, dans ce chapitre, que ces deux catégories de variations peuvent être en partie séparées à l'aide d'un procédé de greffage auquel j'ai donné le nom de *greffe-mixte*.

La greffe-mixte diffère de la greffe ordinaire en ce sens qu'on laisse au sujet un certain nombre de pousses feuillées ; assez pour qu'il puisse vivre en partie par lui-même ; pas assez pour qu'il puisse tuer le greffon en accaparant pour lui toute la sève brute.

La greffe-mixte ne doit pas être confondue avec le *rapprochement*, opération très voisine, intéressante en théorie et en pratique, et qui n'est autre chose qu'une greffe en approche où l'on ne sèvre pas les plantes associées. Or, dans la greffe-mixte, le greffon ne possède pas d'appareil absorbant propre, tandis que le sujet est nourri à la fois par le greffon et par la portion d'appareil assimilateur propre qu'on lui a laissée à dessein.

Mais le rapprochement et la greffe-mixte, s'ils présentent plusieurs différences essentielles, offrent plus d'un point commun, et il est nécessaire d'étudier séparément les résultats de ces deux opérations.

A. — RAPPROCHEMENT DES VÉGÉTAUX.

Le rapprochement des végétaux a été pratiqué par les Anciens et c'est à cette opération qu'ils ont attribué les effets les plus merveilleux : production de fruits monstrueux et d'hybrides de greffe à l'aide de la greffe en approche par compression ou de la greffe en approche par pénétration (greffe Virgile de Thouin) (1).

Au siècle dernier, il a été essayé de nouveau par M. de Caylus, qui aurait obtenu lui-même par ce moyen des résultats aussi surprenants que ceux signalés par les Anciens, et qui les a consignés dans un ouvrage très peu connu (2).

Je ne m'attarderai pas à la discussion de ces résultats portant sur les fruits, parce que, s'il ne s'agit pas d'observations inexactes, l'hybridation a pu jouer un rôle qui a été attribué à la réaction des sèves l'une sur l'autre.

Vérifier ces faits sur les arbres serait long; je me suis adressé, pour aller plus vite, aux plantes herbacées et principalement aux Choux, dont les races nombreuses et assez différentes, faciles à se procurer et à cultiver, se prêtaient fort bien à ce genre d'expériences.

Voici les principaux résultats que j'ai obtenus :

1. Rapprochement de deux Choux appartenant à la même race. — J'ai opéré sur le Chou-rave (*Brassica gongyloïdes*), entre jeunes semis dont la tige n'avait pas encore commencé à se tuberculiser.

(1) Thouin, *Monographie des greffes*. Paris, 1821.
(2) De Caylus, *Histoire du rapprochement des végétaux*. Paris, 1806.

Ce rapprochement a été fait avec entaille réciproque comme dans la greffe en approche ordinaire, mais je n'ai sevré aucune des deux plantes. Cette opération provoque une soudure très nette qui relie les deux plantes, bien qu'elles continuent à vivre séparément chacune avec ses appareils propres.

J'ai fait cette entaille à des hauteurs égales sur les deux Choux, puis à des hauteurs différentes, afin de voir si la situation de la soudure pouvait avoir une influence quelconque sur les conséquences de l'opération.

En greffant à la même hauteur ou non, j'ai obtenu deux catégories de résultats :

Tantôt les deux plantes rapprochées ont donné chacune un tubercule d'égale taille, mais les deux tubercules réunis atteignent à peu près le volume d'un tubercule des témoins, sans le dépasser jamais, et cela qu'il se soit agi de plantes greffées à la même hauteur (fig. 1, Pl. V) ou de plantes greffées à des hauteurs différentes, en dehors de la région tuberculeuse (fig. 2, Pl. V).

Tantôt, au contraire, l'une des deux plantes a pris un développement plus considérable que l'autre, et un des tubercules était plus gros que l'autre. Mais jamais les deux tubercules réunis n'ont encore atteint un volume supérieur à celui d'un tubercule normal des témoins.

2. Rapprochement de Choux de variétés différentes. — J'ai opéré ici entre un grand nombre de variétés de Choux, et les résultats ont varié en intérêt suivant les cas considérés.

a. *Chou-rave et Chou de Bruxelles.* — Chacune des variétés a pris, à la suite du rapprochement, un faciès légèrement différent du faciès normal. Mais les deux variétés sont restées parfaitement reconnaissables.

Toutefois, le Chou de Bruxelles a moins bien pommé ; ses bourgeons étaient plus distants et moins gros; quant au

Chou-rave, son tubercule s'était quelque peu allongé et n'avait pas atteint les dimensions normales.

b. *Chou moellier et Chou-rave.* — On constate une diminution assez marquée dans la taille des deux Choux. Mais tandis que le Chou-rave conserve ses caractères à peu près intacts, le Chou moellier perd en grande partie le renflement spécial de sa tige, devient plus ligneux et reprend en grande partie l'aspect du Chou vert (fig. 2, Pl. VI).

c. *Chou moellier et Chou Minet.* — Le Chou Minet est une sorte de Chou vert nain, à feuilles gaufrées, parfois cultivé dans l'Ouest. En le rapprochant du Chou moellier, beaucoup plus vigoureux que lui, on constate qu'il reste de très petite taille, tandis que le Chou moellier prend son développement normal, accaparant pour lui toute la nourriture. Le Chou Minet conserve presque la taille qu'il avait au moment du rapprochement. Il est envahi par les larves des *Baridius* de préférence à l'autre (fig. 2, Pl. I).

d. *Chou-rave et Chou Minet.* — Quelque chose d'absolument analogue s'est passé dans le rapprochement du Chou-rave et du Chou Minet. Le premier de ces Choux s'est bien développé et a produit un tubercule moyen, mais le Chou Minet est resté très faible et n'a point atteint la taille des témoins (fig. 3, Pl. V).

Ces différents exemples montrent que le développement des plantes herbacées, à la suite du rapprochement, se fait également ou non dans les associés suivant leur résistance et leur vigueur respectives.

Dans les Choux, le rapprochement de variétés différentes n'amène point d'augmentation dans le volume de l'appareil végétatif, mais le plus souvent, au contraire, il produit une diminution. Cette opération n'a donc, sous ce rapport, aucun intérêt pratique.

3. Rapprochement du Chou-fleur et d'autres variétés de Choux. — Le Chou-fleur est une variété de Chou dont les inflorescences atrophiées forment une boule blanche savoureuse, qui est un excellent légume.

J'ai voulu voir si l'inflorescence se comporterait, à la suite du rapprochement, comme l'appareil végétatif, et j'ai rapproché le Chou-fleur d'un certain nombre d'autres variétés. Voici les résultats de ces expériences.

a. *Chou-fleur et Chou-rave.* — Après un développement assez faible de l'appareil végétatif, on voit le Chou-fleur former plus ou moins son inflorescence ; les rameaux divers s'allongent et s'échappent de la rosette des feuilles qui auraient dû les recouvrir. Dans quelques cas, les fleurs avortent ; dans d'autres, la transformation est poussée plus loin ; les fleurs se développent complètement, la fécondation a lieu et la fructification se fait fort bien (fig. 4, Pl. VI).

Quant au Chou-rave, il fournit toujours un tubercule assez petit par rapport aux témoins, et un peu plus allongé (fig. 3 et 4, Pl. VI).

b. *Chou-fleur et Chou moellier.* — Avec le Chou moellier, le Chou-fleur se comporte exactement de la même façon qu'avec le Chou-rave.

Mais le Chou moellier perd en grande partie sa nature tuberculeuse ; il durcit, sa tige reste à peu près cylindrique et il rappelle le Chou vert par son aspect (fig. 1, Pl. VI).

Il est bon d'ajouter que ces derniers rapprochements où figurait le Chou-fleur ont été faits dans un terrain sablonneux très médiocre au laboratoire de Fontainebleau. La mauvaise nature du sol a pu contribuer à exagérer les effets constatés.

On peut donc dire que le rapprochement du Chou-fleur a pour conséquences de l'amener à fructifier. Or ce fait est susceptible d'une application pratique. On sait que le Chou-fleur fructifie difficilement et que l'on obtient sa graine à

l'aide de procédés plus ou moins compliqués. De là la cherté plus grande de ses semences.

Par le rapprochement, on pourra donc obtenir plus facilement la graine du Chou-fleur : c'est un point pratique important, surtout si l'influence du rapprochement ne se fait pas sentir sur les semences, ce qui est très probable, puisque cette opération permet à peine un mélange des sèves, incomparablement moindre que celui qui est consécutif à toute vraie greffe.

B. — GREFFE-MIXTE.

Dans la greffe-mixte, comme dans la greffe ordinaire, j'étudierai séparément les effets de l'opération au point de vue de la nutrition générale et à celui de l'influence spécifique.

§ I. — Variations de nutrition générale dans la greffe-mixte.

J'ai démontré, dans la théorie générale de la greffe ordinaire, au chapitre Ier, que, quel que soit le degré de complication présenté par la symbiose du sujet et du greffon, les variations de nutrition générale, abstraction faite des substances dissoutes dans la sève brute, peuvent se ramener à deux cas extrêmes pour le greffon : la souffrance par excès d'eau et la souffrance par manque d'eau.

Quant au sujet, il peut souffrir par excès d'eau, ou manquer de la sève élaborée suffisante pour assurer sa croissance.

La greffe-mixte va être un excellent moyen de parer à cette souffrance dans la majorité des cas.

1. Greffe-mixte des plantes herbacées. — a. *Le sujet et le greffon sont de capacités inégales.* — On a vu qu'avec la greffe ordinaire du Haricot noir de Belgique sur Haricot de Soissons gros, le greffon souffre de la sécheresse et le sujet d'un excès d'eau.

Avec la greffe-mixte, l'absorption du sujet est commandée par deux appareils assimilateurs égaux ou inégaux (suivant la volonté du greffeur qui retranche par la taille ce qu'il veut au sujet) : celui du greffon et celui laissé au sujet. De là une élévation plus facile et plus abondante de l'eau au niveau de la greffe, et, grâce à une vaporisation plus active, une disparition de la pléthore aqueuse du sujet. Le greffon lui-même, trouvant plus d'eau à sa disposition puisque le sujet se développe mieux et remplace plus facilement ses poils absorbants usés, fabrique plus de sève élaborée et cette sève, plus riche en matériaux plastiques, est employée à sa croissance.

Donc la greffe-mixte doit amener à la fois une augmentation de l'appareil absorbant et de l'appareil assimilateur de l'association, si la soudure est bonne. C'est ce que confirme l'expérience.

Avec la greffe-mixte, le Haricot noir de Belgique greffé sur Haricot de Soissons arrive à acquérir sa taille et sa vigueur normales. Il fleurit à peu près en même temps que ses congénères non greffés et aussi abondamment.

Les variations de nutrition générale sont donc considérablement atténuées, sinon supprimées, à la suite de la greffe-mixte des Haricots.

Voilà pour les plantes annuelles.

Considérons maintenant des plantes bisannuelles, comme la Carotte et le Panais par exemple. Avec la greffe ordinaire, on a vu que les réserves se déposent exclusivement dans la racine greffon, le sujet conservant la taille qu'il avait au moment où l'on a effectué l'opération.

Laissons à la racine sujet quelques feuilles ; la greffe ordinaire fait place à la greffe-mixte et les choses changent aussitôt. On constate que la racine sujet et la racine greffon se tuberculisent à la fois, à la condition de veiller avec soin à ce que l'affranchissement n'ait pas lieu.

Ce résultat est tout naturel encore. La question d'osmose au niveau du bourrelet ne joue aucun rôle par rapport aux

produits élaborés directement par les cellules chlorophylliennes du sujet. Le dépôt des réserves dans le sujet dépend de sa nutrition, indépendante du greffon grâce aux feuilles qu'on lui a laissées; ce dépôt se fait dès que l'assimilation l'emporte sur la désassimilation (1).

Un résultat comparable est amené dans le sujet par la greffe-mixte de Laitue sur Salsifis jeune.

b. *Greffe-mixte de Choux.* — La greffe-mixte que je viens d'étudier a été pratiquée entre végétaux de capacités inégales. Je l'ai essayée aussi entre végétaux de capacités égales avec la relation $C'v = Ca$.

J'ai opéré sur les Choux possédant un tubercule, qui montrent très facilement, par la variation de leur tubercule, l'influence d'un changement dans la nutrition générale.

A la suite de la greffe en approche de deux jeunes Choux moelliers appartenant à la même variété, on constate après le sevrage de l'un deux que les deux Choux grossissent inégalement. Le plus vigoureux est toujours celui qui puise directement la sève brute dans le sol. Mais il faut remarquer que, bien qu'il y ait ainsi deux appareils assimilateurs différents, la récolte n'est pas doublée ni même augmentée d'une façon sensible (fig. 4, Pl. V).

C'est que le sujet ne saurait dépasser sa taille maxima T' ; le résultat est donc bien conforme à la théorie.

En essayant d'augmenter l'appareil absorbant par rapport à l'appareil assimilateur, on obtient des résultats semblables dans les Choux. J'ai greffé en approche quatre ou cinq Choux-raves au moment où leur tige est de grosseur uniforme et n'a pas commencé ses réserves. La reprise bien faite, j'ai coupé la tête à deux des Choux en laissant intact l'appareil absorbant (fig. 2, Pl. VII).

L'association possédait ainsi deux appareils assimilateurs

(1) Ici pourraient se placer les greffes d'*Helianthus* où le sujet possède une portion de tige verte suffisante pour assimiler par elle-même (Voy. chap. II, § 3). La tuberculisation observée s'explique très facilement ainsi.

et quatre appareils absorbants destinés à l'alimenter. Les tubercules se sont formés, mais chacun d'eux n'a pas atteint une grosseur normale ; leur ensemble équivalait sensiblement à un tubercule ordinaire des Choux-raves témoins.

Ce résultat était facile à prévoir. Les greffons ne peuvent dépasser leur taille maxima T, et, en admettant qu'ils ne l'atteignent pas ordinairement dans le milieu considéré, il faudrait pour les augmenter que les racines d'un greffon puissent s'étendre assez loin pour sortir de la région qu'épuisent les racines voisines des autres greffons, ce qui n'est pas le cas.

La greffe-mixte ne peut donc servir que rarement à augmenter le volume total d'une plante herbacée.

Avec les arbres et les arbustes qui ont une tige assez longue et qui peuvent s'incliner suffisamment, par la greffe en approche, pour que les appareils absorbants se gênent peu, on arrivera évidemment à amener plus facilement, par le procédé indiqué, l'augmentation de la taille d'un greffon et à lui faire acquérir son développement maximum dans le lieu considéré : c'est ce que justifie l'expérience de Thouin sur le Frêne de Caroline. Par ce moyen, le greffon pourvu de cinq systèmes radiculaires grandit beaucoup plus vite et atteignit une grosseur double de celle des témoins plantés dans le même terrain et à la même exposition. Ses feuilles avaient conservé la même forme, mais elles étaient un tiers plus grandes (1).

2. Greffe-mixte des plantes ligneuses. — Considérons par exemple deux végétaux qui sont greffés entre parties de taille différente, comme dans la greffe en fente des arbres fruitiers. Il est clair que la petite taille du greffon amènera fatalement le sujet à l'état de pléthore aqueuse tant que le

(1) Thouin, art. Greffe dans le *Nouveau cours complet d'Agriculture*, publié chez Deterville, nouvelle édition, Paris, 1822.

greffon n'aura pas acquis une taille telle que l'équilibre soit rétabli entre la consommation et l'absorption.

La greffe avec bourgeon d'appel qui amène la sève brute dans le greffon devra être transformée en greffe-mixte, en réduisant de plus en plus la portion feuillée du sujet, et proportionnellement aux pousses du greffon.

Y a-t-il entre le sujet et le greffon des capacités fonctionnelles différentes, la greffe-mixte est tout indiquée encore quand il s'agit d'un greffon placé sur un sujet dont l'absorption est trop considérable. Mais alors il faut laisser *à demeure* les pousses du sujet et les laisser se développer de plus en plus, mais pas trop cependant, de façon que le sujet ne puisse passer à l'état de pléthore aqueuse, ainsi que le greffon.

J'ai montré que la greffe ordinaire de la Vigne française sur la Vigne américaine a pour résultats, dans un sol éminemment favorable à l'absorption, d'amener le sujet et le greffon à l'état de pléthore aqueuse, de diminuer ainsi la résistance aux Cryptogames de la Vigne française, qui est ainsi envahie plus rapidement par les Champignons.

Le remède à essayer, d'après la théorie que je viens d'exposer, c'est évidemment la greffe-mixte. Il faut laisser au sujet quelques pousses feuillées, plus ou moins longues suivant les variétés greffées, suivant les variations du milieu, le nombre des Phylloxéras et l'intensité de leur attaque vis-à-vis du sujet employé.

La sélection des sujets consisterait alors à trouver, non plus un sujet tel que, déduction faite de la sève prise par le Phylloxéra, le greffon reçoive assez et pas trop de sève brute dans un terrain donné, mais, ce qui est plus facile à réaliser, un sujet puisant assez de sève brute pour nourrir le greffon et le Phylloxéra. L'excès de sève ne devient plus un obstacle insurmontable si l'on sait tailler raisonnablement le sujet et maintenir un juste équilibre entre l'absorption et l'émission de la vapeur d'eau.

Ce serait en outre le meilleur moyen de conserver au greffon sa résistance R, comme au sujet sa résistance R'.

a. *Greffe de Pêcher sur l'Amandier.* — Un procédé assez voisin de la greffe-mixte est celui qui, d'après M. Féret (1), aurait été appliqué par M. Rivière, l'habile jardinier chef du Luxembourg, à la conduite du Pêcher en Algérie. La théorie de ce cas particulier est la même que celle du procédé que je conseille pour la Vigne.

M. Rivière formait le tronc de sa palmette avec un Amandier qu'il rabattait la première année de manière à laisser développer un nouveau scion au sommet, et il écussonnait de chaque côté un œil destiné à former les branches latérales.

L'année suivante, le scion fourni par l'Amandier était rabattu et écussonné de la même manière jusqu'à formation complète de la palmette.

A ce moment, le scion de l'Amandier n'était pas rabattu, de façon à employer l'excès de sève fourni par le sujet. Si ses pousses étaient trop fortes et nuisaient aux greffons, on les taillait de façon à supprimer cet inconvénient.

Il paraît que ce procédé, décrit verbalement par son inventeur, a donné les meilleurs résultats.

Dans le cas où le sujet et le greffon présentent des différences dans l'entrée en végétation, dans la persistance ou la chute des feuilles, etc., la greffe-mixte amènera encore la réussite plus certaine ou plus complète. En voici deux exemples.

b. *Greffe de Cerisier* (*Cerasus avium*) *sur le Laurier-cerise* (*Prunus Laurocerasus*). — On sait que si l'on peut facilement greffer les plantes à feuilles persistantes sur les végétaux à feuilles caduques, la greffe inverse réussit bien plus rarement et la plupart des auteurs la considèrent même comme impossible. La raison de cet échec, c'est que le sujet à feuilles persistantes, se trouvant privé de feuilles l'hiver par le fait de la greffe ordinaire, est forcé pendant cette saison de recourir au greffon pour assurer son existence. Or ce

(1) Féret, *A propos de la greffe-mixte* (Cosmos, p. 738, 1897).

greffon, perdant lui-même ses feuilles à cette époque, ne peut lui rendre ce service d'une façon efficace. De là l'insuccès final de la greffe ordinaire.

Mais avec la greffe-mixte, les conditions sont différentes. Les pousses feuillées laissées au sujet lui suffisent à maintenir son existence pendant l'époque de la vie ralentie, indépendamment du greffon, ainsi que le démontre l'expérience suivante :

J'ai écussonné, au printemps de 1891, le Merisier (*Cerasus avium*) sur le Laurier-cerise (*Prunus Laurocerasus*) en laissant des pousses feuillées au sujet et en les pinçant sévèrement lorsqu'elles prenaient un développement inquiétant pour le greffon. L'écusson a parfaitement réussi.

L'année suivante (1892), dans un but expérimental, j'ai volontairement laissé trop de feuilles au sujet. Le greffon a souffert aussitôt ; ses pousses sont devenues moins vigoureuses, et, à la suite de ce ralentissement dans la végétation, les pucerons l'ont très vivement attaqué.

Voici les différences présentées à ce moment dans l'appareil végétatif par les greffons et l'étalon (jeune semis) qui les avait fournis.

Étalon : Pousses de 1 mètre à 1^{m},50 ; feuilles plus larges à pétiole plus gros et plus court ; nectaires larges et nombreux. Points noirs à l'extrémité des nervures latérales ; écorce blanchâtre ; aspect de la plante jeune et bien portante ; toutes les pousses vivantes et saines ; pas de fleurs ; pas d'attaque de pucerons.

Greffons : Pousses de 0^{m},20 à 0^{m},30. Feuilles plus petites, nervures moins saillantes et moins nombreuses ; nectaires petits et plus rares ; peu de points noirs ; écorce brune ; aspect de l'arbre âgé ; quelques pousses desséchées ; la gomme apparaît ; quelques boutons à fleurs se développent sur les rameaux ; les pucerons les attaquent vivement. On observe un bourrelet assez prononcé au niveau de la greffe.

A partir de ce moment, j'ai été fixé. La réussite de la greffe était une question d'équilibre végétatif entre le sujet

et le greffon, équilibre qui dépendait du greffeur et qui pouvait s'établir par une taille raisonnée d'après les rapports du sujet et du greffon, absolument comme doit se raisonner toute taille concernant les arbres fruitiers greffés.

Il fallait donc tenir compte de la valeur relative des appareils végétatifs des deux plantes, tout en s'inspirant des conditions climatériques et de la nature du sol.

Une taille, basée sur ces principes, a en effet redonné au greffon la vigueur qu'il était en train de perdre. Les pucerons ont modéré leur attaque, puis ont fini par disparaître. La vigueur du greffon une fois reconquise, avec sa résistance première, le bourrelet s'est atténué.

La troisième année, les pousses du greffon ainsi conduit ont atteint un mètre de longueur ; sa croissance était donc rapide et sa santé excellente, ce qui a persisté jusqu'à ce jour. Malgré cette vigueur, la fructification n'en a pas moins été avancée, et les greffons ont déjà fructifié quatre fois quand l'étalon n'a pas encore donné de fruits.

La taille de cet étalon est d'ailleurs supérieure à celle des greffons, résultat parfaitement conforme à la théorie, puisqu'il s'agit dans l'espèce de plantes à capacités fonctionnelles différentes, par conséquent d'une greffe dans laquelle on a $C'v > Ca$.

La conclusion pratique de tous ces faits s'impose. La greffe-mixte doit être essayée partout où la greffe ordinaire échoue ou donne de mauvais résultats par suite d'une nutrition générale défectueuse : elle est tout indiquée dans la conduite du Pêcher, de la Vigne, etc.

c. *Greffe de Poirier sur Pommier*. — On sait que cette greffe ne réussit guère et dure, dans la grande majorité des cas, quelques années tout au plus à la suite d'une greffe ordinaire.

J'ai greffé le Poirier sur un sauvageon de Pommier, en 1892, au laboratoire de Fontainebleau. La greffe a parfaitement repris et m'a fourni la première année un rameau

assez bien développé, atteignant 32 centimètres de long. Cette première pousse ne s'était pas ramifiée.

L'année suivante, le greffon a fourni un rameau principal de 198 millimètres de long ; il s'est ramifié en même temps et a donné quelques branches latérales plus courtes, dont la plus longue avait 10 centimètres, c'est-à-dire était moitié plus petite que la pousse terminale.

La troisième année (1894), le rameau principal continue à pousser et atteint 98 millimètres de longueur. Les branches latérales donnent de faibles pousses dont la plus développée atteint 45 millimètres : ces pousses ont l'aspect de dards.

En 1895, la pousse principale atteint une longueur de 38 millimètres seulement. Les pousses des dards sont insignifiantes ; chaque dard se transforme en lambourde par l'apparition du bouton à fruit, sauf la branche latérale, la plus développée, qui se termine par un dard, correspondant à la pousse de 10 centimètres de cette année.

Dans l'année 1896, le rameau terminal donne une pousse terminale de 5 millimètres, en forme de dard ; il en est de même de la plus grande branche latérale. Les autres rameaux fleurissent à leur extrémité et sur quelques rameaux latéraux très courts. La fructification n'a pas lieu.

Déjà, le greffon présente les signes d'une décrépitude manifeste, surtout vers les extrémités. Il est peu vigoureux, bien que le sujet possède de belles pousses, trop belles évidemment, car je ne les ai pas surveillées suffisamment pendant ces quatre dernières années pour maintenir l'association, voulant étudier ce qui se passerait dans ces conditions (1).

En 1897, le rameau principal donne seulement une pousse de 3 millimètres; la plus forte branche latérale, une pousse de 2 millimètres seulement ; ces deux rameaux se terminent par un bouton à fleur. Les autres branches latérales donnent encore quelques fleurs chétives, qui ne produisent point de

(1) C'est en grande partie pour cela que la greffe ne s'est pas maintenue plus longtemps.

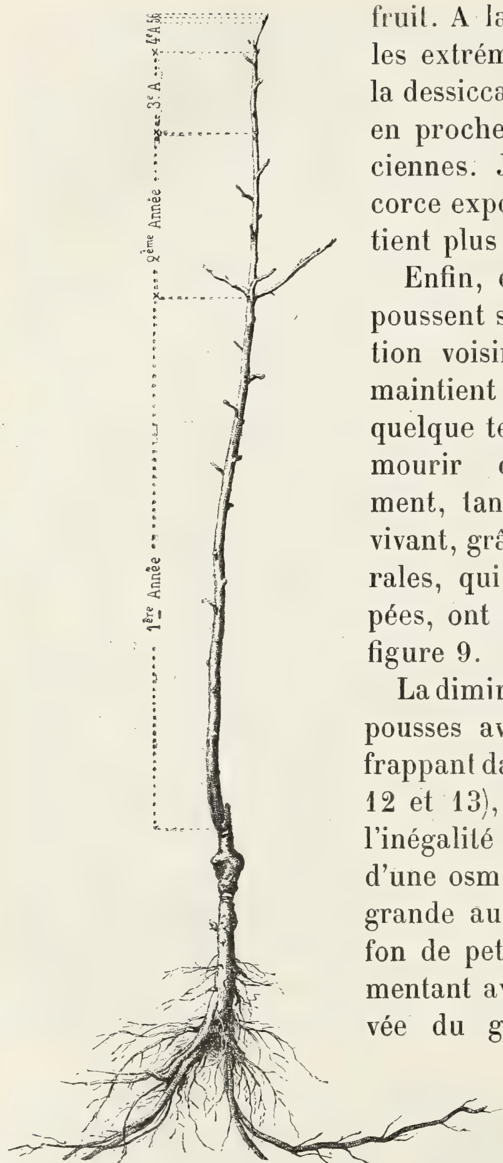


Fig. 11. — Greffe-mixte de Poirier sur Pommier. — Les rameaux du sujet ont été coupés sur le dessin. 1re, 2e, 3e, 4e, 5e et 6e Années représentent les pousses successives du greffon.

fruit. A la fin de la végétation, les extrémités se dessèchent et la dessiccation gagne de proche en proche les pousses plus anciennes. Je remarque que l'écorce exposée au nord se maintient plus longtemps verte.

Enfin, en 1898, les feuilles poussent seulement sur la portion voisine du sujet qui se maintient encore verte pendant quelque temps et qui finit par mourir desséchée complètement, tandis que le sujet reste vivant, grâce à des pousses latérales, qui, étant très développées, ont été supprimées sur la figure 9.

La diminution progressive des pousses avec l'âge est un fait frappant dans cette greffe (fig. 11, 12 et 13), et montre bien que l'inégalité $C'v < Ca$ qui résulte d'une osmose imparfaite, moins grande au début avec un greffon de petite taille, va en augmentant avec la taille plus élevée du greffon et finit par amener la dessiccation.

On conçoit qu'elle puisse servir à l'augmentation d'une partie déterminée d'un végétal, si l'on a soin de permettre à l'absorption de s'exer-

cer suffisamment. C'est ainsi que peut s'expliquer l'expé-



Fig. 12. — Greffe-mixte de Poirier sur Pommier. — Pousses de 3e, 4e, 5e et 6e années, grandeur naturelle.

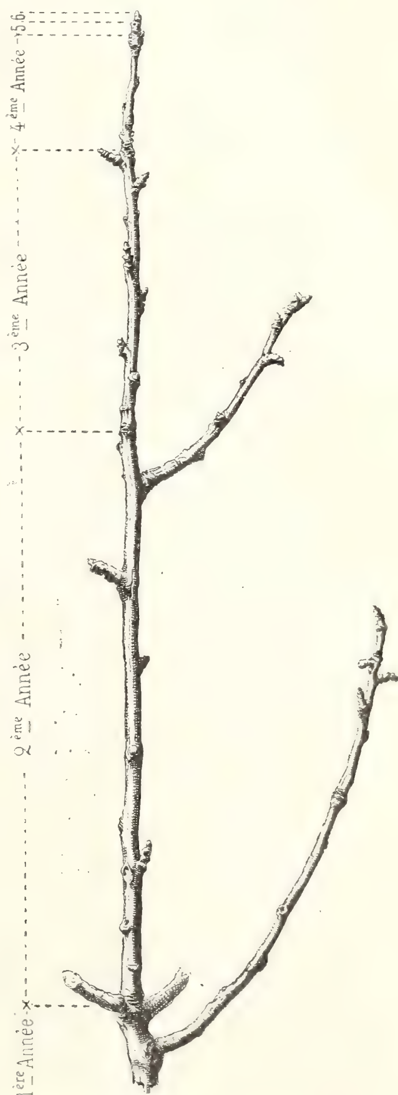


Fig. 13. — Greffe-mixte de Poirier sur Pommier. Pousses de 2e, 3e, 4e, 5e et 6e années du greffon, grossies par rapport à la figure 11.

rience de Knight sur le Pêcher, et le grossissement des

Poires par une greffe en arc-boutant ou en approche ordinaire opérée au niveau du fruit, avec suppression ultérieure de la partie supérieure rapprochée, etc.

§ II. — Variations produites par les réactions réciproques des protoplasmas du sujet et du greffon.

Les phénomènes que je viens d'exposer dans le paragraphe précédent concernent uniquement la nutrition générale. Les résultats constatés montrent que la greffe-mixte atténue dans une notable mesure les effets produits par les changements de nutrition générale consécutifs à la greffe ordinaire.

Il me reste à examiner s'il en est de même relativement aux variations qu'amènent parfois, dans la greffe ordinaire, les réactions mutuelles des deux plantes associées.

Pour résoudre cette question, je me suis tout naturellement adressé aux plantes herbacées dans lesquelles les tissus cellulaires prédominent et qui peuvent, étant moins différenciées, s'influencer réciproquement avec plus de facilité que les plantes ligneuses.

Pour avoir encore plus de chances de succès, j'ai opéré au moment où les tissus sont le plus jeunes possible, c'est-à-dire au moment où les protoplasmas ont toute leur activité, quand ils sont en voie de différenciation. Il est clair que les tissus morts et les tissus qui ont achevé leur croissance complète ne sauraient être modifiés après l'opération, mais seulement ceux qui sont en voie de différenciation ou susceptibles de repasser à l'état de méristème.

Je me suis donc encore servi de la greffe sur plantes en voie de *germination*, et j'ai choisi comme sujet d'expérience le Haricot noir de Belgique que j'ai greffé sur le Haricot de Soissons gros. Pour l'intelligence de ce qui va suivre, il est nécessaire de donner ici les caractères les plus saillants de ces variétés.

Le Haricot noir de Belgique est un Haricot nain, assez

précoce, qui donne une inflorescence courte de 3 à 5 fleurs violettes. Sur ces 3 à 5 fleurs, 2 à 3 seulement produisent des gousses qui sont très *tendres* et d'un goût *agréable*. Les graines sont violettes, d'un noir foncé et de taille moyenne. Les feuilles sont elles-mêmes de taille moyenne et bien vertes. La hauteur de la plante entière ne dépasse pas 0^m,40 en moyenne.

Le Haricot de Soissons est un Haricot à rames très vigoureux, atteignant une taille de 4^m,50 de hauteur. Il fleurit surtout au sommet et donne des inflorescences allongées, portant une vingtaine de fleurs à pétales blanc jaunâtre. Sur ces 20 et quelques fleurs, 3 à 5 donnent des gousses larges, à chair très *parcheminée*, et d'un goût spécial *désagréable* après la cuisson. Les feuilles sont larges et vigoureuses.

Avec ces plantes, j'ai fait deux séries de greffes.

Dans les plantes de la première série, j'ai supprimé avec soin les pousses du sujet qui se produisent avec une persistance remarquable au voisinage des cotylédons : c'était la greffe ordinaire.

Dans la seconde série, j'ai laissé au contraire ces yeux latéraux se développer sur le sujet, mais en coupant partiellement les pousses dès qu'elles paraissent prendre un développement inquiétant pour le maintien de la symbiose : c'était la greffe-mixte.

A côté de ces greffes, dans le même terrain et à la même exposition, j'avais placé des témoins appartenant aux deux variétés greffées.

Dans les greffes ordinaires, j'ai naturellement obtenu les résultats précédemment indiqués : diminution de taille, de vigueur; feuilles moins nombreuses et moins vertes; inflorescences moins fournies; fructification moins abondante ; en un mot tous les effets principaux de la variation de nutrition générale. La variation spécifique s'est montrée dans le fruit seulement qui était devenu un peu plus parcheminé que les fruits de même âge récoltés sur les témoins et qui possédait en partie cette saveur particulière et désagréable

des gousses du Haricot de Soissons gros. Rien n'était modifié par ailleurs dans l'appareil végétatif ou reproducteur.

Dans les greffes-mixtes bien conduites, j'ai remarqué que la taille et la vigueur des greffons restait sensiblement la même que celle des témoins. Les inflorescences étaient aussi fournies ; les fruits, aussi nombreux et aussi développés. En un mot, les variations de nutrition générale étaient très peu marquées. Mais il n'en était pas de même des variations spécifiques sur l'un des greffons ; une inflorescence, en particulier, s'était allongée et portait 9 fleurs *panachées de blanc sale et de violet*, et *leur disposition rappelait celle du Haricot de Soissons.*

Cette inflorescence m'a fourni trois fruits.

Tous les fruits du greffon étaient plus parcheminés que ceux donnés par les greffons dans la greffe ordinaire ; leur saveur se rapprochait davantage aussi de la saveur spéciale du Haricot de Soissons.

Les graines étaient restées violet noir, et possédaient la forme des graines ordinaires du Haricot noir de Belgique.

En somme, cet exemple est absolument typique : il montre que l'on peut, dans les Haricots, à l'aide de la greffe-mixte, *atténuer les variations de nutrition générale et augmenter les variations spécifiques.*

Rien de surprenant à ce que la nutrition générale soit meilleure; cela est conforme à la théorie, car il s'agit ici du cas $C'v < Ca$, et les conditions biologiques de l'association sont plus favorables si l'on peut laisser au sujet les pousses feuillées qui empêchent sa réplétion aqueuse et la souffrance du greffon, comme je l'ai montré dans le paragraphe précédent.

Il est tout aussi naturel que ce procédé accentue l'influence spécifique, puisqu'il amène une plus grande quantité de substance somatique en présence dans les deux plantes et que le soma du sujet élabore d'une façon plus indépendante du soma du greffon que dans la greffe ordinaire. De là une différence plus marquée entre leurs produits plastiques et

autres ; et, comme conséquences toutes naturelles, des réactions plus profondes entre les somas des deux plantes et un mélange plus facile des caractères des espèces ou des variétés.

Que ces caractères apparaissent surtout dans l'appareil reproducteur ou à son voisinage, cela est tout aussi logique, puisqu'après le greffage l'appareil reproducteur appelle à lui, pour effectuer sa croissance, une grande partie des matériaux fabriqués concurremment par les deux plantes, surtout quand on a soin, comme je l'ai fait, de ne pas laisser fructifier le sujet quand on veut récolter les fruits du greffon (*influence du sujet sur la postérité du greffon*), ou de ne pas laisser fructifier le greffon quand on veut recueillir les fruits du sujet (*influence du greffon sur la postérité du sujet*). Si on laissait en effet fructifier à la fois sujet et greffon, on aurait chance d'empêcher les effets d'influence spécifique, puisque chaque appareil reproducteur appellerait à lui de préférence ses matériaux propres qui se sépareraient ainsi naturellement des autres pour se rendre à leur magasin normal.

Cette dernière méthode laisserait subsister quand même les effets d'influence de nutrition générale exercés, soit sur le greffon, soit sur le sujet (1), mais avec moins d'intensité que dans la greffe ordinaire.

Les conclusions à tirer de ces expériences sont importantes au point de vue pratique : elles montrent que l'on peut accentuer les variations spécifiques par la greffe-mixte au point de provoquer *directement* une sorte de métissage ou d'hybridation indépendante de la sexualité. Ces variations, quand elles portent sur la fleur, intéressent le fleuriste; quand elles s'exercent sur le fruit, elles intéressent le maraîcher ou l'arboriculteur.

(1) Je pourrais placer ici l'exemple du Néflier de Bronvaux, qui peut rentrer jusqu'à un certain point dans la greffe-mixte, étant donné que depuis assez longtemps la branche modifiée a été laissée au sujet et continue à se modifier.

Au point de vue théorique, elles confirment ce que j'ai déjà dit de l'*action réciproque directe des somas* à propos de la greffe ordinaire. Comme il s'agit encore ici de modifications de fruits, on pourra toujours m'objecter qu'il s'agit de xénies consécutives à la fécondation. Alors pourquoi, s'il s'agit de xénies, ces xénies se produisent-elles dans les greffes, et avec une intensité plus grande dans la greffe-mixte que dans la greffe ordinaire, quand les témoins ne sont pas modifiés, bien qu'ils soient, à part la greffe, dans les mêmes conditions de sol, de climat et de voisinage ?

Il est difficile, avec cela, d'admettre que les modifications de structure et de saveur du fruit puissent être considérées comme un résultat de l'action de l'embryon sur cet organe. Mais où les xénies ne peuvent s'invoquer, c'est vis-à-vis de la corolle, puisque le développement des pétales est achevé au moment de la fécondation. Il n'y a plus, ici du moins, qu'une explication possible pour le mélange observé dans les couleurs : c'est *la réaction des somas, agissant indépendamment du plasma germinatif, quoique s'exerçant dans une voie plus ou moins parallèle à l'hybridation sexuelle ou au métissage proprement dit.*

DEUXIÈME PARTIE

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS PAR LA GREFFE.

Je viens de démontrer, dans la première partie, comment les conditions ambiantes (intérieures ou extérieures) ont une répercussion directe plus ou moins considérable sur le soma de la plante et sur certaines parties de l'appareil reproducteur.

Non seulement la constitution chimique du sujet et celle du greffon se trouvent plus ou moins modifiées, mais, à la suite des réactions physiques ou chimiques des composés différents mis en présence, *une action morphogène* en est parfois la conséquence ; et il se produit un mélange plus ou moins intime, une fusion plus ou moins complète des caractères propres à chaque plante, qui modifient l'aspect extérieur des espèces et des variétés. C'est ainsi que l'on obtient, dans certains cas particuliers, des *métis* ou des *hybrides directs de greffe*.

Il me reste maintenant, pour que cette étude soit complète, à rechercher expérimentalement si les variations ainsi produites *directement* dans les plantes greffées sont *héréditaires*, autrement dit si les variations directes du soma sous l'influence de la greffe sont ou non accompagnées de modifications, parallèles ou non parallèles aux précédentes, dans l'embryon de chaque graine. Il me faudra aussi fixer la *durée* de cette influence que j'ai appelée *indirecte* dans d'autres travaux, parce qu'elle ne se manifeste forcément qu'à la suite de semis, et qu'elle n'est point *directement sensible*, comme les autres variations, sur les plantes greffées.

Dans cette deuxième partie, j'étudierai séparément les résultats concernant la transmission des variations de nutrition générale et ceux qui ont trait à l'hérédité des variations spécifiques dans la greffe ordinaire, puis cette transmission dans la greffe-mixte.

On remarquera que ces résultats concernent exclusivement les plantes herbacées.

La raison en est fort simple.

Quand on opère sur les arbres dont la croissance est lente, il faut attendre longtemps pour juger des résultats du semis après une première génération. C'est bien pis encore quand il s'agit d'étudier plusieurs générations successives.

On peut, il est vrai, abréger la période de croissance d'un jeune arbre et accélérer sa production par la greffe, mais, malgré cet artifice, il ne produira point des fruits aussi rapidement que les plantes herbacées et son développement restera plus lent. D'ailleurs la greffe du jeune arbre en observation peut *fausser* les résultats et donner ainsi lieu à des observations inexactes. La théorie que j'ai établie dans la première partie de ce mémoire le prouve surabondamment.

Pour une étude de ce genre, la vie d'un homme ne saurait suffire. Ce sont des expériences de longue haleine qui sont du ressort des établissements publics, où elles peuvent être facilement menées à bien à la condition qu'on sache faire abstraction des personnalités et que le plan une fois adopté soit suivi jusqu'à la fin avec régularité et conscience.

Avec les plantes herbacées, tous ces inconvénients n'existent pas. On peut, en un nombre relativement court d'années, juger la descendance du sujet ou celle du greffon. Il était donc tout naturel que, pour aller plus vite, je me sois adressé aux plantes herbacées plutôt qu'aux arbres.

CHAPITRE PREMIER

HÉRÉDITÉ DES VARIATIONS DE NUTRITION GÉNÉRALE DANS LA GREFFE ORDINAIRE.

Je rappellerai que dans les expériences qui m'ont servi à établir les variations de nutrition générale, j'ai signalé l'existence de deux catégories de greffes :

1° Celles dans lesquelles l'opération n'amène pas dans le greffon ou le sujet de modifications apparentes ;

2° Celles dans lesquelles, au contraire, on observe directement sur l'une ou l'autre des plantes greffées une variation de taille, de vigueur, etc.

Comme il pouvait arriver que l'influence de la greffe ne fût pas visible à la suite de l'examen morphologique interne ou externe du sujet ou du greffon, mais qu'elle se fût fait sentir quand même sur les graines, j'ai tenu, pour m'en assurer, à semer tout aussi bien les graines des greffons non modifiés en apparence comme les graines des greffons modifiés. Bien entendu, j'ai semé, comme termes de comparaison, les graines des témoins venus à côté de mes plantes greffées, pour séparer ainsi ce qui appartenait à l'influence des agents extérieurs ou intérieurs autres que la greffe. En un mot, j'ai encore eu recours à la méthode rigoureusement *comparative*, la seule sérieuse dans toute expérience de ce genre.

§ I. — Semis des graines fournies par des greffons ne paraissant pas influencés à la suite de l'opération de la greffe.

Les semis de cette nature m'ont fourni des résultats assez différents suivant les greffes considérées.

1. Greffes de plantes annuelles. — Pour les plantes annuelles, mes expériences ont porté sur les Légumineuses.

Greffe de Pois ridé de Knight sur « Faba vulgaris ». — Dans cette greffe, les modifications produites directement par l'opération sont nulles ou peu sensibles, les deux plantes ayant sensiblement les mêmes capacités fonctionnelles.

A la suite du semis des graines fournies par les greffons, je n'ai point observé de différences tranchées entre les plantes venant des témoins et celles provenant des greffons.

Cependant, j'ai remarqué que les Pois sortis des greffons avaient contracté plus facilement le blanc, qui cause, dans les années humides, d'assez grands préjudices dans la culture de cette Légumineuse. *La greffe aurait donc produit un affaiblissement de la résistance R dans la descendance du greffon.*

2. Greffes de plantes bisannuelles. — J'ai opéré sur les Composées et les Crucifères alimentaires.

a. *Greffe de Salsifis sur Scorsonères.* — Le Salsifis se greffe très facilement sur Scorsonère, et se développe sur ce sujet comme s'il était resté sur le pied mère. Cela se comprend, car les deux plantes diffèrent surtout par la durée du développement.

Quelques pieds seulement deviennent plurannuels, c'est-à-dire fleuriraient seulement l'année qui suit l'opération, si on les empêchait de geler dans les hivers froids.

Les graines fournies par les greffons non influencés ont été semées à la même époque et dans les mêmes conditions que les témoins. Les jeunes plantes obtenues n'ont pas conservé les caractères externes et internes de l'espèce, et aucune d'elles n'est devenue plurannuelle.

Il faut donc conclure que, à la suite du mode de greffage

dont je me suis servi, la descendance du greffon n'a pas été davantage modifiée que le greffon ne l'avait été directement par l'influence du sujet.

Le retard de végétation n'a pas été héréditaire, pas plus que ne l'est le retard obtenu quand on fait varier la température, du moins à la suite d'une première greffe et d'une première génération.

b. *Greffes de bourgeons à fleurs de Navet sur Alliaire.* — Ici, les différences sont plus tranchées que dans la greffe précédente, car il s'agit d'une plante à tubercule greffée sur une plante qui n'en a pas.

Le semis comparatif des graines des greffons et des graines des témoins m'a cette fois donné des différences sensibles, en ce sens que les jeunes plants issus des greffons n'ont pas donné de tubercule ou bien ont fourni un tubercule très réduit par rapport à celui des témoins.

Or l'influence du sujet sur le greffon ne s'était pas manifestée, l'association ayant été de courte durée. Il faut donc en conclure que, même lorsque l'influence du sujet ne se manifeste pas *directement* sur le greffon, elle peut avoir existé *indirectement* vis-à-vis de l'embryon qui porte ainsi en lui une *variation potentielle*, que ne saurait faire prévoir l'examen de la graine.

Ici, cette variation est manifestement mauvaise au point de vue pratique, puisque la diminution et la disparition du tubercule conduisent à la perte plus ou moins complète des qualités alimentaires de la plante greffe.

Cette expérience conduit à formuler ce principe, que j'ai vérifié pour d'autres plantes, ainsi qu'on le verra plus loin : *La greffe d'une plante tuberculeuse alimentaire sur une plante sauvage lui fait perdre en partie ses qualités à la suite du semis.*

Elle montre encore que l'*influence directe du sujet sur le greffon lui-même est moins accentuée que l'influence indirecte de ce même sujet sur la descendance du greffon*, conclusion que j'aurais plus d'une fois l'occasion de rappeler.

§ II. — Semis des graines fournies par des greffons sur lesquels l'influence du sujet s'est manifestée directement à la suite de l'opération.

Dans cette catégorie de greffes, l'influence du sujet s'est, comme je l'ai montré, manifestée à des degrés divers.

Quelques greffons ont donné naissance à des graines bien formées, en apparence normales. L'influence indirecte du sujet sur la postérité du greffon n'était pas visible.

D'autres greffons ont au contraire fourni des graines influencées à des degrés divers, plus grosses ou de taille plus faible ; quelquefois ces graines avaient avorté.

Ces résultats confirment la conclusion finale du précédent paragraphe, mais l'avortement ou la trop mauvaise qualité de la graine ont l'inconvénient fâcheux de ne pas permettre à l'observateur de juger la descendance des greffons. C'est ce qui m'est arrivé pour les Aubergines greffées sur Tomates, à fruit modifié ou non modifié, et pour le Piment conique à fruit tomatiforme. Les fruits modifiés ne portaient que des ovules arrêtés de très bonne heure dans leur développement ; les fruits normaux contenaient des graines qui n'ont pas germé.

Dans les greffes suivantes, où les graines des greffons étaient plus grosses ou de taille ordinaire, les semis ont fort bien réussi et donné de jeunes plantes qui ont été l'objet d'une comparaison rigoureuse avec les témoins.

1. Haricots. — J'ai montré que le Haricot noir de Belgique, greffé sur d'autres variétés de Haricots, présente une taille moindre et une vigueur plus faible.

En semant les graines fournies par les greffons et celles des témoins, j'ai constaté que les jeunes Haricots provenant des témoins restent en tout semblables à la variété originelle, tandis que ceux qui proviennent des greffons ont une

taille plus petite, des feuilles moins nombreuses, et en général une vigueur moindre.

Les variations de nutrition générale ont donc été transmises très nettement dans ce cas et dès la première génération.

J'ai greffé aussi le Haricot rouge Rognon de Coq, qui est à rames, sur le Haricot noir de Belgique. A la suite du semis comparatif de ses graines, j'ai constaté également la transmission des caractères observés directement sur le greffon au point de vue de la diminution de la taille.

Le nanisme dans les Haricots paraît donc pouvoir être obtenu par la greffe suivie de semis.

Cependant, il y a lieu de faire ici une remarque qui a son importance. Les Haricots précédents ont été semés dans un sol fumé sans excès. En cultivant le Haricot noir de Belgique, produit par les graines des greffons, dans un sol très richement fumé avec du fumier de cheval demi-consommé, quelques échantillons ont pris plus de vigueur.

Les Haricots de Soissons provenant de greffons placés sur le Haricot noir de Belgique ont tous repris leur vigueur primitive, à peu de chose près, et leur taille.

Ces expériences montrent que si l'on cherche le nanisme par la greffe, c'est-à-dire par la nutrition insuffisante des greffons, il ne faudra pas placer les jeunes plantes issues des graines du greffon dans un sol trop riche pour ne pas s'exposer à détruire ainsi l'influence exercée précédemment en sens inverse.

2. Choux-raves. — J'ai étudié cette année la descendance du Chou-rave blanc greffé sur Chou-rave violet qui, conservant la couleur caractéristique de la variété, avait fourni des fleurs à préfloraison gaufrée (fig. 15), que j'avais soigneusement préservées de l'hybridation.

Comme il s'agissait de deux variétés voisines, je m'étais imaginé que les caractères de l'appareil végétatif seraient peu influencés dans les jeunes plants de semis.

Il n'en a rien été. J'ai observé une variation très marquée dans presque tous les jeunes Choux, et cette variation, s'étant retrouvée identique dans les semis effectués à Fontainebleau, et dans diverses localités des environs de Rennes, est bien la conséquence de la greffe.

Le tubercule s'est allongé; les yeux latéraux se sont plus développés. Quelques-uns de ces yeux ont fourni une



Fig. 14. — Fleur normale de Chou-rave témoin.



Fig. 15. — Fleur gaufrée de Chou-rave blanc greffé sur Chou-rave violet.

végétation rappelant à la fois les caractères de variétés bien différentes, presque le Chou de Bruxelles. Les feuilles sont devenues plus vigoureuses, plus nombreuses, plus allongées que dans la variété type, et les Choux fournis ainsi par mes greffons formaient une variété à part, bien caractérisée (fig. 1 et 2, pl. X).

Quelques pieds étaient plus éloignés encore du type. Le tubercule était moins net, et les yeux avaient donné de véritables rameaux de 1 à 2 décimètres de longueur.

Sur cent échantillons, j'ai obtenu un seul Chou ayant les caractères du Chou-rave type : encore faut-il dire qu'il était

68e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. VIII. Nos 4, 5 et 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII. — Nos 4, 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1898

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en mai 1899.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

très peu vigoureux, et que son tubercule avait atteint à peine la moitié de la taille d'un tubercule ordinaire.

Tous les Choux de semis avaient conservé la couleur verte du greffon ; aucun n'avait acquis la couleur rouge du sujet. La couleur des variétés est donc un des caractères les plus difficiles à modifier par la greffe (1).

Cette expérience montre bien que l'influence de nutrition générale a été très marquée sur l'embryon quand elle ne s'était pas exercée, dans ce même sens, directement sur l'appareil végétatif du greffon.

Quant au gaufrage des pétales de la fleur (fig. 15), il s'est reproduit dans un certain nombre des Choux de semis. Il pourra donc être fixé.

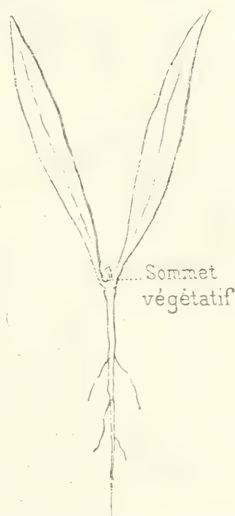


Fig. 16. — Germination de Carotte sauvage greffée sur Carotte rouge. Forme rappelant le type normal, mais à cotylédons plus allongés.

3. Carotte. — Les larges graines de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge demi-longue ont fort bien germé. Les jeunes semis ont donné des plantes à cotylédons de longueur variable suivant les échantillons (fig. 16), mais en général plus longs d'un tiers environ que les cotylédons des témoins.

Sur trente germinations, quatre avaient trois cotylédons (fig. 17), et dans deux de ces dernières deux cotylédons s'étaient plus ou moins ramifiés comme une feuille de Carotte.

(1) Au moins dans les plantes herbacées, si j'en juge par mes essais. Dans les arbres, il en pourrait être autrement d'après le comte Lelieur. Ce praticien bien connu avait remarqué, pendant son séjour en Amérique, aux environs de New-York, une pêche rouge et une pêche blanche qui se perpétuaient de graines sans varier. Mais, lorsqu'il eut greffé la blanche sur la rouge et la rouge sur la blanche, les noyaux des fruits qui en provinrent ne donnèrent plus de fruits ni parfaitement rouges, ni parfaitement blancs ; les deux couleurs étaient mélangées (Cf. *Ann. de la Soc. d'hort. de Paris*, t. XV).

Une autre germination possédait deux cotylédons dont un était ramifié à la moitié de sa hauteur (fig. 18).

Enfin une germination ne présentait qu'un cotylédon; l'autre ayant complètement avorté (fig. 19).

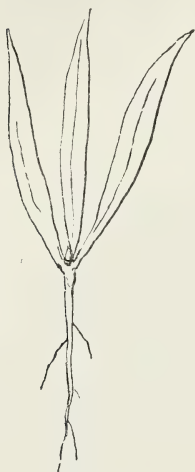


Fig. 17. — Germination de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge. Forme à trois cotylédons entiers.

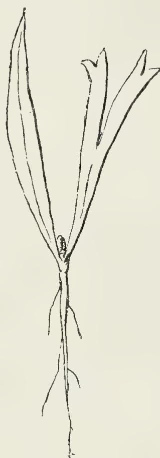


Fig. 18. — Germination de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge. Forme à cotylédon ramifié.

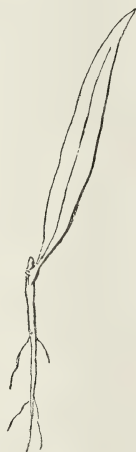


Fig. 19. — Germination de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge. Forme à un seul cotylédon.

La présence de cotylédons ou d'un seul est un fait tératologique que l'on remarque parfois dans certaines germinations d'Ombellifères : Cerfeuil, Persil, *Conium denudatum*, etc. Il est rare dans la Carotte. Il était intéressant de le signaler ici parce qu'il s'est trouvé très fréquent dans mes semis quand les témoins ne l'ont pas présenté. Cela montre déjà que la greffe *a une influence marquée sur la variation, quand bien même elle ne parviendrait pas à l'orienter dans un sens déterminé.*

Mais la suite du développement a permis de constater d'autres variations qui montrent bien l'existence de cette orientation.

On sait que la Carotte sauvage diffère de la Carotte cultivée par son port, la villosité de ses feuilles, leur cou-

leur, leur goût; par l'épaisseur et le goût de ses racines pivotantes.

Elle a ses feuilles étalées, d'un vert-glauque et plus velues; sa racine est blanche, peu épaisse, il est rare que celle-ci dépasse le diamètre de un centimètre. Elle est nettement bisannuelle.

La Carotte rouge demi-longue a des feuilles dressées, moins velues et d'un vert plus intense; sa racine est rouge, très grosse, atteignant une épaisseur de 6 centimètres et plus. Souvent la Carotte cultivée donne des pieds annuels.

J'ai remarqué sur trente germinations de mes Carottes greffées dix jeunes plantes qui ont monté directement à fleurs sans se tuberculiser, proportion extrêmement élevée, plus élevée que dans les Carottes cultivées même.

Les autres Carottes sont restées bisannuelles. Elles possé daient, les unes des feuilles dressées, les autres des feuilles étalées; ces feuilles étaient moins velues, plus vertes et plus allongées que dans la Carotte sauvage, et sous ce rapport étaient assez nettement intermédiaires entre le sujet et le greffon.

Les racines sont toutes devenues tuberculeuses à des degrés divers, et sous ce rapport elles se rapprochaient plus ou moins des deux parents. Les unes, ramifiées, étaient moins grosses, et les racines latérales s'étaient elles-mêmes renflées. D'autres ressemblaient à une Carotte cultivée, et possédaient une racine pivotante principale seule renflée. Enfin quelques-unes avaient une forme intermédiaire entre les types précédents (fig. 1, Pl. VII).

Quant à la grosseur des tubercules, elle variait avec les échantillons, quoique tous fussent bien plus gros que les racines de la Carotte sauvage. Leur diamètre variait entre 2 et 8 centimètres.

La couleur était blanche dans la majeure partie des échantillons; quelques pieds avaient une teinte jaunâtre.

Le goût des feuilles était celui de la Carotte sauvage. Le tubercule avait une saveur assez peu agréable, quoiqu'il

fût beaucoup plus sucré que celui de la Carotte sauvage. Les réserves étaient situées dans le cylindre ligneux de la racine, considérablement hypertrophié, et formant les deux tiers de l'épaisseur totale (1).

Ces résultats montrent nettement, quelques-uns du moins, une orientation marquée de l'influence, et un mélange des caractères du sujet et du greffon tel que les plantes nouvelles peuvent être considérées comme de véritables *métis* d'une nature particulière, des *métis de greffe produits par l'influence du sujet sur l'embryon*, qui s'exerce en dehors des sexes et ne saurait être confondue avec le métissage sexuel, puisque, comme je l'ai indiqué dans le premier chapitre, la fécondation croisée n'avait pu s'effectuer.

Au point de vue pratique, ils font voir que la greffe d'une plante sauvage sur une plante alimentaire permet d'*améliorer cette plante sauvage, de lui faire acquérir des qualités déterminées et, par une sélection intelligente des produits, de la faire entrer dans le domaine de la culture.*

(1) Je crois utile de rappeler que Vilmorin est parvenu à rendre tuberculeuse la Carotte sauvage en semant ses graines au milieu de l'été et en sélectionnant avec soin les individus qui n'avaient pas monté à graines (*Bulletin des séances de la Société royale et centrale d'agriculture*, série 2, t. II, p. 540). Inversement, la Carotte de nos potagers reprend au bout de quelques générations, dans un terrain inculte, la racine grêle, sèche et fibreuse des individus sauvages [De Quatrefages, *Histoire naturelle de l'homme* (Revue des Deux Mondes, 1861).]

CHAPITRE II

HÉRÉDITÉ DES VARIATIONS SPÉCIFIQUES DANS LA GREFFE ORDINAIRE.

A. — GREFFON.

J'examinerai séparément encore mes divers semis en les classant comme dans le chapitre précédent, c'est-à-dire en semis de graines récoltées sur des greffons qui ne paraissaient pas influencés directement par le sujet, et en semis de graines provenant de greffons sur lesquels cette influence s'était très nettement manifestée.

§ I. — Semis de graines fournies par des greffons ne paraissant pas directement influencés spécifiquement par le sujet.

Déjà le cas précédent de la Carotte aurait pu rentrer en partie dans ce paragraphe, puisque les variations observées finalement dans la descendance du greffon n'étaient pas directement apparentes sur celui-ci et que quelques-unes se sont montrées nettement spécifiques quand d'autres pouvaient aussi rentrer dans les variations de nutrition générale.

Il est en effet impossible, avec la greffe ordinaire, d'isoler ces deux influences ; c'est le rôle de la greffe-mixte.

Le cas suivant, que je vais décrire, présentera donc lui-même un mélange analogue de variations, avec la différence que le greffon ne paraissait pas avoir été directement influencé par le sujet sur lequel il s'était développé.

1. **Greffes de l'Alliaire officinale sur le Chou vert.** — Les greffons d'Alliaire placés sur le Chou vert m'avaient fourni

des graines qui paraissaient s'être développées normalement. J'ai semé ces graines comparativement à celles récoltées sur les témoins venus à côté des greffons, dans les mêmes conditions de sol, de climat, etc.

Au bout de la première année, les jeunes plantes issues des greffons ne présentaient pas, au premier abord, de différences bien tranchées dans leur appareil assimilateur. Cependant on pouvait remarquer que les feuilles de la rosette étaient plus nombreuses, plus plissées, à odeur d'Ail moins caractérisée.

Mais l'appareil radiculaire était bien différent dans les deux catégories de semis. Dans les plantes issues des témoins, les racines reproduisaient entièrement les caractères de l'Alliaire, c'est-à-dire présentaient des racines ramifiées de $0^{m},20$ de long, peu épaisses, de $0^{m},02$ de diamètre au plus; leur parenchyme était fortement lignifié, à écorce pourvue de sclérenchyme, à liber et écorce peu développés par rapport au tissu ligneux; dans les plantes issues des graines de greffons, les racines, beaucoup plus ramifiées, étaient aussi beaucoup plus épaisses et plus développées; elles avaient $0^{m},03$ d'épaisseur et $0^{m},30$ de longueur au moins; leur parenchyme n'était pas épaissi ou à peine; l'écorce ne présentait pas de sclérenchyme, et le cylindre ligneux était assez réduit par rapport au liber et à l'écorce hypertrophiés pour recevoir les réserves plus abondantes fabriquées par la plante.

En somme, la racine de ces Alliaires s'était développée considérablement, rappelait quelque peu l'aspect de celle du Chou, et, comme volume, était intermédiaire entre les racines normales d'Alliaire et de Chou.

Au printemps de l'année suivante, les différences dans les appareils assimilateurs apparurent plus nettement à l'œil.

Les Alliaires issues des témoins possédaient, dans les plus beaux échantillons, *six* à *dix* tiges atteignant environ $0^{m},65$ de hauteur. Ces tiges étaient assez grêles et ligneuses. Le

parenchyme médullaire présentait des lacunes assez nombreuses. Elles n'étaient pas ramifiées. Les feuilles, d'un vert tirant sur le jaune, étaient assez distantes les unes des autres, et, au frottement, laissaient facilement dégager une odeur d'Ail très caractérisée.

Dans les Alliaires provenant des greffons, on trouvait par pied *quinze* à *vingt-cinq* tiges de 0^m,40 de hauteur environ. Ces tiges étaient plus épaisses et moins ligneuses que les précédentes ; leur parenchyme médullaire ne présentait pas de lacunes. Elles étaient abondamment ramifiées et les ramifications avaient une structure semblable à la tige principale. Les feuilles étaient très vertes, très rapprochées, et donnaient à la plante un aspect bien différent de celui de la plante sauvage (1). Leur odeur d'Ail était beaucoup moins intense que dans les témoins, et elle semblait participer à la fois des odeurs propres du Chou et de l'Alliaire. Cette odeur alliacée n'apparaissait d'ailleurs qu'à la suite d'un frottement suffisamment énergique.

Les inflorescences des témoins étaient lâches et très allongées. Celles des autres plantes étaient beaucoup plus courtes et serrées.

En un mot, les plantes provenant des greffons présentaient un aspect trapu et une vigueur telle qu'il n'était pas possible de les confondre avec les témoins, même par l'observateur le moins exercé. Un botaniste classificateur en eût fait au moins une variété distincte.

Je puis répéter ici les conclusions précédentes sur l'intensité plus grande de l'influence du sujet sur l'embryon de la graine. Mais cette conclusion n'est pas la seule.

L'Alliaire est une plante qui n'a pas varié sous l'influence de la culture, et ne fournit pas d'hybrides avec les genres voisins.

(1) Voy. les planches publiées précédemment dans mon mémoire *Sur quelques applications pratiques de la greffe herbacée* (Rev. gén. de Bot., t. VI, 1894, p. 356).

On sait que Gærtner (1) n'a jamais pu obtenir de croisements entre deux espèces distinctes de la famille des Crucifères. De même Herbert (2) a toujours échoué dans ses essais d'hybridation des *Brassica* et des *Raphanus*. Cependant Sageret (3) aurait obtenu une fois ce croisement, mais ce résultat a été très vivement contesté (4).

Or la greffe a déterminé, dès la première génération, une variation importante, qu'il serait possible de *fixer* et de *diriger* (5). C'est là un fait pratique très important pour le semeur.

On sait en effet que la principale difficulté pour l'obtenteur de variétés nouvelles, ce n'est pas de fixer et de diriger les variations (6), mais bien *d'obtenir* la variation elle-même dans une plante donnée. La greffe se présente donc ici comme un moyen excellent, bien qu'on ne l'ait jamais employée dans ce but, de produire cette variation dans l'Alliaire et très probablement aussi dans beaucoup d'autres plantes jusqu'ici rebelles à la variation.

C'est à la pratique agricole de tirer parti de ces indications.

(1) Gærtner, *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung*, 1849, p. 134.

(2) Herbert, *loc. cit.*

(3) Sageret, *Pomologie physiologique*. Paris, 1830.

(4) Godron, *De l'espèce et des races dans les êtres organisés*. Paris, 1849.

(5) Cette expérience infirme la règle suivante posée par Darwin (1880) : « Les plantes soumises à la culture, les êtres soumis à des changements quelconques dans leurs conditions de vie, ne commencent à varier qu'au bout de quelques générations. » Cette règle n'est pas d'ailleurs admise par tout le monde. Elle est également opposée à la règle de Weissmann (1892) : « Les variations ne se produisent jamais que lorsque plusieurs générations ont permis aux conditions ambiantes d'influencer le plasma germinatif, moins accessible que le soma. » Il en est de même des expériences précédentes et des suivantes.

(6) Voy. H. Lecoq, *De la fécondation et de l'hybridation*. Paris, 1845 ; Salter, *The Chrysanthemum*, 1865, p. 3 ; Darwin, *loc. cit.*, p. 268, etc. Sageret a donné la règle suivante : plus un organe a varié, plus il variera. Pour obtenir des variations quelconques d'un organe, il faut l'*affoler*. C'est là la partie difficile, mais quand on y est arrivé, on dirige facilement la variation et on lui fait produire ce qu'on veut.

2. Greffes de Tomate rouge grosse hâtive sur Tomate jaune ronde. — Les semis des graines données par les greffons ont été semées comparativement avec celles des témoins. J'ai obtenu des plantes ayant conservé en grande partie les caractères de la feuille de cette variété, avec leur aspect replié si particulier. Quelques exemplaires cependant avaient l'aspect de végétation de la Tomate jaune ronde.

Le fruit surtout a varié d'une façon très marquée.

Tandis que certains rameaux portaient des fruits semblables au type, côtelés, aplatis et rouges, d'autres portaient des fruits aplatis rouges, mais lisses; quelques-uns étaient complètement sphériques, rouges et non côtelés; leur taille était fort variable et en général plus petite que celle du type, souvent égale à celle de la Tomate jaune ronde.

Sur quelques rameaux, ces divers types étaient mélangés. D'une façon générale, les fruits du greffon étaient moins côtelés que dans les témoins, caractère qui les rapprochait des fruits du sujet et montrait par sa fréquence qu'il était bien la conséquence du greffage. Jamais je n'ai remarqué dans la Tomate rouge grosse hâtive cette variation aussi prononcée sous l'influence de la culture seule. Je ferai remarquer que la couleur de la chair n'était pas modifiée.

Donc, dans ce semis, on voit encore une influence du sujet sur la descendance du greffon quand cette influence spécifique ne s'était pas manifestée directement sur le greffon lui-même.

§ II. — Semis de graines fournies par les greffons sur lesquels l'influence spécifique du sujet s'est manifestée directement.

Je possède plusieurs exemples très nets de la transmission de certains caractères acquis par le greffon à ses descendants pendant plusieurs générations successives : ce sont ceux du Navet et du Chou.

1. Greffe de Navet sur Chou cabus. — Le changement de saveur du Navet greffé sur Chou a été transmis parfaitement à la première et à la deuxième génération. Le goût mixte du Navet et du Chou se reconnaissait parfaitement.

Malheureusement, au moment de la floraison, j'ai négligé d'empêcher les hybridations, de telle sorte qu'à la troisième génération la saveur mixte avait disparu. Cette disparition provient-elle de l'hybridation? Provient-elle de ce que l'influence du sujet sur le greffon n'a, dans le cas du Navet, qu'une durée limitée? ce sont des questions que l'on ne peut résoudre qu'en répétant l'expérience.

Mais, quoi qu'il en soit, ce premier résultat prouve que la transmissibilité de la variation provoquée par la greffe peut persister après la première génération.

2. Greffe de Chou-rave sur Chou cabus. — Cet exemple aurait pu se ranger dans les paragraphes précédents, car si la variation s'est manifestée dans le fruit et la graine, les caractères qui se sont plus tard manifestés à la suite du semis n'étaient pas visibles sur le greffon lui-même.

Peu de temps après le semis, mes jeunes choux présentèrent un aspect différent des témoins. De plus, ils n'étaient pas tous semblables entre eux.

Dans les uns, le tubercule caractéristique de la variété était en forme de fuseau très peu allongé ; les feuilles étaient nombreuses, les yeux très rapprochés sur la tige.

Dans d'autres, le tubercule s'allongeait un peu plus, tout en restant encore assez court, et enfin, dans un grand nombre d'échantillons, le tubercule s'était étiré, rappelait la tige du chou moellier et atteignait une longueur de $0^m,40$ à $0^m,50$. Les yeux étaient toujours rapprochés les uns des autres et les feuilles, plus développées, se faisaient remarquer par la longueur de leur pétiole.

Tous ces caractères, en somme, sont assez comparables à ceux des Choux nouveaux que j'ai obtenus par la greffe du

Chou-rave blanc sur Chou-rave rouge. Ces Choux se rapprochaient du greffon par leur tige tuberculeuse, par l'aspect général de la feuille et la couleur de l'épiderme de la tige. Ils se rapprochaient aussi du sujet par leurs yeux plus rapprochés et la dureté plus grande de leur écorce.

Mais ce que ces Choux nouveaux ont présenté de plus remarquable, au point de vue de l'influence spécifique, c'est leur résistance au froid et à la pourriture, caractères que l'on peut faire rentrer ici bien nettement dans l'influence spécifique, puisqu'il s'agit de plantes ayant sensiblement les mêmes capacités fonctionnelles.

On sait, en effet, que le Chou-rave résiste mal au froid et que le Chou de Mortagne gèle au contraire très difficilement. La même observation peut s'appliquer à la pourriture, au moins tant que la pomme du Chou de Mortagne n'est pas brisée à la suite des pluies.

Mes premiers semis furent faits en 1894. L'automne fut, cette année-là, particulièrement pluvieux. Les Choux nouveaux, que j'ai appelés des moelliers de printemps, résistèrent très bien à la pourriture quand les moelliers ordinaires et les Choux-raves témoins pourrissaient en assez grand nombre à leur sommet.

A cet automne humide succéda l'hiver rigoureux dont on a gardé le souvenir, où le froid descendit, à Château-Gontier, où avait lieu l'expérience, à 15° au-dessous de zéro au moins.

J'avais planté mes Choux nouveaux à des expositions différentes, comparativement avec les variétés fourragères habituellement cultivées dans la région : Moelliers, Poitevins, Mille-Têtes, Rutabagas, Choux-raves, Choux verts, Choux gras, etc.

Tous ces Choux témoins gelèrent sans exception, quand les Choux nouveaux, placés à l'exposition nord comme à l'exposition sud dans le même champ et mélangés par ailleurs à des échantillons des variétés témoins, résistèrent seuls au froid.

Ces faits de résistance ont été officiellement constatés par une Commission spéciale de cinq membres désignée à cet effet par le Comice agricole de Château-Gontier (Mayenne), dont le rapport figure dans les *Archives du Comice*, année 1895 (1).

Ils démontrent bien que, dans l'influence indirecte du sujet sur la postérité du greffon, l'influence spécifique peut porter sur les propriétés biologiques des plantes et faire acquérir à la descendance d'une plante peu résistante la résistance qui lui manque, par sa greffe sur un sujet plus résistant qu'elle (2). Cette influence peut être orientée ainsi dans un but utilitaire, et appliquée parfois à la création de plantes nouvelles répondant à un type déterminé.

Ainsi, le Chou nouveau que j'ai obtenu est une création de ce genre : il résout le problème, par sa résistance au froid, de fournir aux cultivateurs un fourrage vert abondant (Pl. VIII) au début du printemps, à ce moment même où les fourrages secs sont épuisés et où les fourrages verts ordinaires peuvent manquer si l'hiver a été suffisamment rude (3).

(1) Ce rapport a été publié *in extenso* dans mon mémoire : *Influence réciproque du sujet et du greffon* (La Pomologie française. Lyon, 1897).

(2) Un exemple ancien d'une création de ce genre dans les végétaux est celui que rapporte Gallesio, exemple sur lequel on n'a jamais insisté parce qu'il dérangeait les théories, sans doute ; il s'agit de la naturalisation de l'Oranger doux en Italie (Darwin, *loc. cit.*, p. 328) :

« Pendant plusieurs siècles, l'Oranger doux avait été propagé exclusivement par la greffe et souffrait si souvent du gel qu'il fallait le protéger. Après les froids rigoureux de 1709 et surtout après ceux de 1763, il périt un si grand nombre d'arbres qu'on dut en élever de nouveaux du semis de la graine de l'orange douce, et, au grand étonnement des habitants, les fruits se trouvèrent doux. Les plants ainsi obtenus furent plus grands, plus productifs et plus robustes que les précédents. Aussi a-t-on, depuis cette époque, continué à les élever de graines. Gallesio conclut de là qu'on a plus fait pour la naturalisation de l'Oranger en Italie dans les soixante années pendant lesquelles ces nouvelles variétés ont accidentellement pris naissance que tout ce qui avait été obtenu pendant plusieurs siècles par la greffe des anciennes variétés. » (Gallesio, *Teoria*, etc., 1816, p. 125 ; *Traité des Citrus*, 1811, p. 359.)

Peut-on trouver un fait plus remarquable d'influence indirecte sur la descendance des greffons ? Il est en effet probable que l'hybridation sexuelle n'était pour rien dans ce résultat, la saveur du fruit n'ayant pas changé.

(3) L. Daniel, *Un nouveau Chou fourrager* (Rev. gén. de Bot., 1895).

Ces Choux ont été cultivés à la Station agronomique de Rennes, dirigée avec tant de compétence par M. Lechartier, doyen de la Faculté des sciences, à qui j'adresse mes meilleurs remerciements pour son obligeance. Si l'absence des froids n'a pas permis jusqu'ici de juger du maintien de la résistance aux variations de température, j'ai pu constater, en 1897 et 1898, que ces Choux avaient conservé les autres caractères de forme qui en font un moellier de printemps à propager.

L'analyse faite par M. Lechartier, comparativement à d'autres Choux fourragers venus dans des conditions plus favorables, a même montré que, dans ces conditions défectueuses, les Choux nouveaux ne le cédaient en rien, comme qualités nutritives, aux Choux du Poitou, de la Sarthe et au Chou à mille-têtes (1).

3. Chou géant. — A la suite de la greffe du Chou gras et du Chou cabus, j'ai obtenu par semis un Chou géant, qui, s'il se propage par la suite avec ses caractères, est appelé à rendre des services en agriculture.

Ce Chou possède une tige épaisse, tuberculeuse, allongée, un peu comme le Chou moellier; il fournit de nombreux rameaux bien développés, comme le Chou branchu ; enfin, il possède de larges feuilles à parenchyme épais et nutritif comme les meilleures variétés de Choux à effeuiller.

Ils peuvent donc fournir successivement une abondante récolte : de septembre à novembre, au moment de l'effeuillage ; au printemps, au moment de la floraison (2).

Ces Choux, d'obtention récente, n'ont encore été cultivés qu'à la première génération (fig. 3, Pl. IX).

Évidemment, dans les semis de Choux greffés, je ne veux pas dire que toutes les variations obtenues sont bien le

(1) Consulter Lechartier, *Sur la composition comparée d'une nouvelle variété de Chou moellier et de divers Choux fourragers* (Bull. de la Soc. scient. et médicale de l'Ouest. Rennes, 1897).

(2) S. Sirodot, *Rapport sur un Chou fourrager géant* (Bull. de la Soc. hort. d'Ille-et-Vilaine, 1898).

résultat de l'action des somas du sujet et du greffon l'un sur l'autre, et que quelques-unes ne soient pas d'origine atavique.

Mais il est bien certain que quelques variations somatiques ont été transmises, et si, à celles-ci, il s'en est joint d'autres, c'est que la greffe a ramené dans le greffon la *disposition à varier* qu'il avait perdue à la suite de plusieurs générations et de la sélection, comme si cette opération avait complètement *détruit l'équilibre momentané de la race créée par la culture*.

4. Tomate jaune ronde. — J'ai récolté séparément les graines des fruits de Tomate jaune ronde ayant présenté, les uns la forme aplatie et lisse, les autres la forme aplatie côtelée.

Ces graines, semées comparativement avec celles des témoins, m'ont fourni des Tomates conservant leurs caractères végétatifs. Quant aux fruits, dans la majeure partie des exemplaires, j'ai trouvé une hérédité très marquée de la forme acquise.

Les fruits côtelés étaient plus nombreux dans les pieds provenant des graines de fruits côtelés, mais on les trouvait mélangés aussi à des fruits aplatis et lisses. Les fruits aplatis et lisses étaient très nombreux sur les pieds provenant de fruits lisses et aplatis, mais quelques fruits côtelés étaient parfois mélangés aux premiers.

Dans les deux cas, j'ai observé quelques fruits arrondis, comme dans le type ancien, mais ces fruits étaient très rares.

Rien de surprenant à trouver un semblable mélange, puisque ces formes étaient réunies sur un même greffon. Mais, le caractère spécial imprimé à chaque fruit du greffon par le sujet prédominant dans la descendance, on voit bien que le caractère acquis deviendra héréditaire complètement, à la suite d'une sélection intelligente, comme cela se produit pour de semblables variations dans d'autres plantes.

B. — SUJET.

Dans l'hérédité des variations spécifiques du sujet, j'ai deux cas à considérer : l'hérédité par reproduction sexuelle et l'hérédité par reproduction agame.

§ I. — Hérédité du sujet à la suite de la reproduction sexuelle.

L'hérédité du sujet par reproduction sexuelle est surtout du domaine de la greffe-mixte. Cependant, elle pourrait se rencontrer dans la greffe ordinaire quand, accidentellement, le greffon vient à périr, et aussi dans le cas où l'on supprimerait ce greffon volontairement, dans un but expérimental.

Je ne possède point d'exemples personnels concernant le semis des graines de sujets ainsi influencés. Mais je dois rapporter ici un exemple ancien qui rentre dans le cadre de cette étude et qui a donné lieu à des discussions aussi vives que le *Cytisus Adami*.

En 1644, un jardinier de Florence obtint la fameuse orange *Bizarria* en semant la graine d'un individu qui avait été primitivement greffé. Le greffon avait péri, et la souche greffée persista à vivre en donnant des rejetons qui fleurirent et fructifièrent. Leurs graines produisirent un arbuste des plus singuliers.

Il portait en même temps des fleurs, des feuilles et des fruits identiques à ceux de l'orange amère et à ceux du citron de Florence, c'est-à-dire à la fois les organes du sujet et ceux du greffon. Il y avait aussi des fruits mixtes, où les caractères des deux sortes de fruits précédents se trouvaient confondus ensemble ou séparés de diverses manières, tant au point de vue de la forme qu'à celui du goût (1).

(1) Cf. 1° *Avis du secret de greffer l'Oranger sur le Citronnier et le Citronnier sur l'Oranger et d'avoir par ce moyen un fruit en partie orange et en partie citron* (Transactions philosophiques de la Société royale de Londres, 1667); 2° *Oranger de Florence portant à la fois oranges et limons* (Ibid., A. 1675, n° 75, art. 4); 3° L. Daniel, *Histoire de la greffe depuis l'antiquité jusqu'à nos jours* (Le Monde des Plantes. Le Mans, 1897).

Si l'existence d'un semblable phénomène ne peut être contestée, il n'en est pas malheureusement de même de son origine. L'obtenteur n'a pas été cru sur parole, pas plus qu'Adam ne l'a été pour le *Cytisus Adami*.

Il est d'ailleurs possible que l'hybridation ait joué un rôle dans la production de la *Bizarria*, tout aussi bien que la greffe. Il faut donc, en l'absence de documents certains sur ce sujet, considérer cette singulière variation plutôt comme une indication que comme un résultat décisif, quoique mes expériences personnelles sur les variations de la descendance du greffon et le cas du Néflier de Bronvaux me fassent considérer comme très probable l'origine donnée par le jardinier de Florence.

§ II. — Hérédité du sujet dans la reproduction agame.

J'étudierai seulement, dans ce paragraphe, la reproduction par tubercules. Mes recherches ont porté seulement sur deux catégories de plantes : les Pommes de terre et les Topinambours.

1. Pomme de terre. — Les expériences anciennes de Trail prouvaient nettement la transmission par voie agame des caractères acquis par le sujet. Ces expériences ont été complétées par M. Édouard Lefort qui est parvenu à fixer sa Pomme de terre Édouard Lefort qu'il avait obtenue par la greffe de la variété Imperator et de la variété Marjolin.

J'ai voulu voir si les caractères observés sur les tubercules de la Pomme de terre Négresse à la suite de la greffe entre cette variété et la Pomme de terre Corne blanche se maintiendraient l'année suivante.

Les tubercules plantés dans un même terrain, à la même exposition, en un mot dans des conditions absolument semblables à celles des tubercules témoins, ont aussi rapidement poussé que ceux-ci au début, mais sont restés moins vigoureux. Cela n'a rien d'extraordinaire, étant donné que

les tubercules venus dans les sujets étaient plus petits.

La plupart des tubercules venant des sujets ont donné des tubercules nouveaux *arrondis*; quelques-uns ont fourni des tubercules allongés mêlés à des tubercules arrondis.

Quant à la couleur marbrée de la chair, elle n'existait pas, ou, quand elle existait, elle était moins prononcée que dans les tubercules provenant des témoins.

Ces résultats montrent que le caractère de forme du tubercule est transmissible. Quant au caractère de marbrure de la chair, il n'a pas été transmis ; il ne provenait d'ailleurs pas de la greffe, comme je l'ai déjà dit.

2. Topinambours. — J'ai planté mes Topinambours modifié à la suite de la greffe avec l'*Helianthus lætiflorus*. Ces tubercules m'ont donné des plantes particulièrement vigoureuses et riches en tubercules (fig. 2, Pl. IV).

Mais les tubercules n'étaient point aussi distants de la tige feuillée comme dans le greffage. Ils étaient cependant plus distants que les témoins; quelques tubercules étaient situés sur des rhizomes ayant 20 à 25 centimètres de longueur; les autres étaient plus rapprochés. La forme était semblable à celle des témoins (fig. 1, Pl. IV) et non à celle des tubercules influencés par le greffon.

Ces exemples montrent que les Topinambours ne se comportent pas, au point de vue de l'hérédité de la forme, de la même façon que les Pommes de terre. L'hérédité est partielle et non totale.

Il est bien entendu que cette expérience, effectuée une seule fois sur une seule série de greffes, ne préjuge rien de ce qui pourrait se passer si l'on greffait successivement, pendant plusieurs générations, les plantes influencées par le greffon avec des greffons de la même variété. Il est même probable que l'influence du greffon deviendrait suffisamment forte pour que la variation fût fixée. C'est une question d'expérience facile à résoudre.

CHAPITRE III

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS DANS LA GREFFE-MIXTE.

Étant donné que j'ai commencé à étudier plus spécialement le procédé de la greffe-mixte en 1897 seulement, je ne puis donner de nombreux exemples concernant la transmission des caractères acquis à la suite de cette opération.

Le seul cas que j'aie pu étudier, c'est celui du Haricot noir de Belgique greffé sur Haricot de Soissons gros.

J'ai fait quatre catégories de semis à la même exposition, dans le même terrain, fumé également, et dans lequel on avait auparavant fait une même culture. De cette façon, les quatre séries de plantes se trouvaient dans des conditions aussi semblables que possible.

Dans le 1er lot, j'ai placé les graines récoltées sur les greffons qui étaient venus sur un sujet feuillé, à la suite de la greffe-mixte, sans présenter la panachure de la fleur.

Dans le 2e lot, les graines récoltées sur la branche à inflorescence mixte et à fleur panachée, graines restées un peu plus petites que celles des autres gousses à fleur non panachée.

Dans le 3e lot, les graines récoltées sur les greffons à la suite de la greffe ordinaire, greffons restés plus petits et moins vigoureux que les précédents et que les témoins.

Enfin, dans le dernier lot étaient placées les graines récoltées sur mes témoins, dont la taille égalait celle des greffons du 1er et du 2e lot.

Voici les différences que j'ai observées entre les nouvelles plantes.

Plantes du 1er lot. — Vigoureuses pendant toute la saison; taille normale; feuilles larges, bien développées, à

chlorophylle abondante. Ne présentent pas de différences sensibles avec les plantes témoins du 4e lot (fig. 2, Pl. IX).

La floraison s'est effectuée normalement, sans modifications saillantes dans l'inflorescence et la fleur. La fructification a été régulière ; il y avait en moyenne une quarantaine de gousses par pied, renfermant des graines violet noir bien conformées.

Le fruit avait une longueur de 15 à 17 centimètres et une largeur de 3 centimètres et demi. La peau était plus rugueuse que dans les témoins et la partie interne (endocarpe) était plus parcheminée ; cette partie formait une bande de l'épaisseur d'une forte feuille de papier écolier. J'ai remarqué que le goût était moins délicat que dans les témoins, mais la saveur spéciale du Haricot de Soissons était bien moins sensible que dans les fruits donnés directement par les greffons.

Plantes du 2e lot. — Les Haricots fournis par les graines du 2e lot se sont montrés moins vigoureux que ceux du 1er lot, surtout au début, ce qui est assez naturel, les plantes à panachures étant en général plus faibles. A la fin de la végétation, ils avaient à peu près atteint la taille des témoins.

Ils ont bien fleuri et fructifié, mais la panachure n'a pas été transmise ; quelques inflorescences ont présenté 5 à 6 fleurs, mais aucune n'a montré ce mélange très net des caractères observés dans l'inflorescence du greffon.

Quant aux caractères du fruit, ils étaient comparables absolument à ceux des fruits du 1er lot.

Plantes du 3e lot. — Peu vigoureuses en général pendant toute la saison ; taille beaucoup plus petite que dans les trois autres lots ; feuilles plus petites, et de couleur moins verte.

Floraison normale, mais moins abondante que dans les autres lots. Fleurs groupées par deux ou par trois au plus, et plus ramassées en tête. Fructification également régu-

lière ; il y avait en moyenne une vingtaine de gousses par pied, à graines violet noir bien conformées.

Le fruit atteignait seulement la longueur de 13 centimètres au plus et une largeur maxima de 3 centimètres. Le goût de Haricot noir de Belgique était bien plus sensible que dans les précédents. Le parchemin était moins prononcé et n'était guère plus développé que celui des témoins.

En un mot, l'hérédité de la structure et du goût acquis à la suite de la greffe était à peine marquée, quand au contraire elle était extrêmement sensible pour la taille et l'aspect général (fig. 1, Pl. IX).

Cette série d'expériences, étant unique, ne me permet pas d'en tirer une conclusion générale. Elle montre simplement que l'hérédité des caractères spécifiques a été inégale suivant le caractère considéré : la panachure n'a pas été transmise, tandis que la structure a persisté ainsi que le goût, mais avec une atténuation assez sensible, surtout pour ce dernier caractère.

Il est possible d'ailleurs que la transmission se fasse d'une façon de plus en plus complète à la suite de greffes successives effectuées sur un même sujet en employant comme greffon les jeunes Haricots issus du semis des graines de la génération précédente de plus en plus modifiée : c'est ce que dira l'expérience.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les faits que je viens d'exposer dans l'ensemble de ces recherches déjà longues montrent bien nettement l'existence d'une influence réciproque du sujet et du greffon, déterminant une variation directe ou indirecte des plantes associées.

La greffe ne doit plus être considérée comme une incompréhensible exception à la production de la variation par les changements de milieux, exception en opposition manifeste avec ce que l'on observe par ailleurs dans le règne végétal. Il est aujourd'hui bien démontré (1) que les plantes varient avec la nature du sol, avec l'altitude (Bonnier), l'éclairement (Dufour, Bonnier), l'humidité (Lhôtelier), la nature des sels absorbés (Dassonville), etc. ; que la résistance à l'infection parasitaire varie avec la nature des sels qu'on introduit dans un végétal et la nature propre de ce végétal (Em. Laurent) ; et la greffe qui modifie l'arrivée des sels, de l'eau et change parfois radicalement le mode de vie d'un greffon ou d'un sujet serait sans influence sur ces plantes ! Et pourtant voilà la contradiction qui a été admise jusqu'ici, quelque absurde que cela puisse paraître (2).

La variation dans la greffe est une fonction :

1° Des modifications amenées dans la nutrition générale des deux plantes par le fait même du changement d'appareils consécutif à l'opération, modifications que la théorie permet facilement d'expliquer, quoiqu'on en ait dit ;

2° De la réaction spéciale des somas des deux plantes

(1) Voy. en particulier les travaux poursuivis depuis une douzaine d'années au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, par M. Gaston Bonnier et ses élèves, les travaux du laboratoire Pasteur, etc.

(2) Voy. l'*Introduction* de ce Mémoire.

l'une sur l'autre (influence directe) ou sur les plasmas germinatifs (influence indirecte sur la postérité du greffon ou du sujet).

Ces variations se produisent-elles d'une façon constante? Ont-elles toujours la même valeur dans toutes les plantes, dans une même plante ou dans les diverses parties de cette plante? L'expérience démontre le contraire et ce résultat ne surprendra point celui qui réfléchit aux conditions essentiellement variables des milieux interne ou externe où la greffe place le sujet et le greffon. On s'explique ainsi facilement que, suivant les conditions de milieu réalisées, l'influence se manifeste à des degrés divers ou ne se manifeste pas.

En un mot, dire que la variation par la greffe n'existe pas, c'est l'erreur des Modernes; croire que cette variation est constante, régulière et capable de tout modifier, c'est l'erreur des Anciens. La vérité se trouve entre les deux opinions extrêmes, également exagérées.

Je dirai donc que l'influence directe de la greffe sur le soma *peut exister*, *mais elle n'existe pas toujours*.

Très souvent elle est peu marquée dans beaucoup de plantes, et plus particulièrement dans les végétaux ligneux chez lesquels le squelette donne à la plante une orientation plus fixe que dans les végétaux herbacés.

Quand elle existe, elle porte le plus souvent sur des caractères de peu de valeur au point de vue taxinomique (taille, vigueur, etc.) et peut se comparer alors à l'action du milieu extérieur. Ce sont les *variations de nutrition générale*, admises par quelques auteurs.

Mais elle peut parfois se manifester d'une façon tout autre et porter sur les *caractères* mêmes des variétés ou des espèces associées (forme extérieure, structure, etc.) qui se fusionnent alors plus ou moins (hybrides directs de greffe produits par les réactions somatiques) ou disparaissent pour faire place à des caractères nouveaux produits par les réactions du soma ou l'action du milieu (variations de nutrition géné-

rale). Ce sont les *variations spécifiques*, rejetées à tort par la plupart des praticiens et des savants.

Non seulement l'influence de la greffe sur le soma peut se manifester *directement* sur les plantes greffées elles-mêmes, mais elle peut produire une réaction *indirecte*, *parallèle* ou *non parallèle* à la première, sur le *plasma germinatif*, c'est-à-dire sur les éléments reproducteurs. Dans ce cas, à la suite du semis des graines fournies par les plantes greffées, on voit apparaître dans les nouvelles plantes des *caractères nouveaux*, intermédiaires ou non, suivant les plantes, entre les caractères propres des variétés greffées entre elles (hybrides et métis indirects de greffe).

Lorsque ces caractères nouveaux existaient sur l'une seulement des plantes greffées et se reproduisent à la suite du semis des graines récoltées sur l'autre, on peut affirmer qu'il y a eu *hérédité des caractères acquis* par la greffe, qu'il s'agisse de variations de nutrition générale ou de variations spécifiques.

En effet, Coutagne (1), définissant l'hérédité des caractères acquis, constate fort justement que, dans ce cas, il doit y avoir un double phénomène produit : 1° une influence de milieu produisant la variation du soma, variation qui est acquise ; 2° une sorte de réaction du soma ainsi modifié sur les cellules germinales en voie de formation. C'est bien le cas de la plupart de mes greffes.

L'hérédité des caractères acquis, au sens restreint du mot, ne saurait donc être contestée dans le règne végétal, quoi qu'en ait dit Weissmann : elle est simplement plus marquée dans les plantes herbacées que dans les plantes ligneuses, celles-ci étant plus différenciées et la rigidité de leurs tissus leur donnant une orientation plus fixe.

L'observation de Darwin sur la variation des plantes cultivées qui n'apparaîtrait qu'au bout de plusieurs générations ne peut s'appliquer à la greffe où la variation peut se pro-

(1) Coutagne, *L'hérédité* (L'Année biologique, p. 462. Paris, 1897).

duire dès la première génération. La greffe est donc un facteur de variation beaucoup plus puissant que ceux dont on disposait jusqu'ici pour provoquer cette variation.

On peut faire une remarque analogue au sujet de la règle de Weissmann, concernant l'apparition et la transmission des variations par le plasma germinatif.

Le plasma germinatif peut être influencé dès la première génération dans la greffe, contrairement à la règle établie par le naturaliste allemand.

Ces principes théoriques établis expérimentalement, les conclusions pratiques relatives aux principaux usages de la greffe se déduisent d'elles-mêmes; mais elles seront bien différentes de celles que l'on donne actuellement dans tous les livres théoriques ou pratiques concernant cette opération.

Quand la greffe ne modifiera pas les caractères propres des variétés, son influence se bornant à déterminer dans un soma rigide, à orientation bien déterminée, des variations légères de nutrition générale, elle pourra être avantageusement employée à la *conservation directe des accidents*, *des variétés ou des races* dans les plantes vivaces. C'est ainsi qu'elle rend les plus grands services dans les plantes ligneuses, en particulier dans nos arbres fruitiers.

Mais si l'influence de la greffe sur un soma malléable donné est plus forte, quelle qu'en soit l'origine (variations de nutrition générale ou réactions mutuelles des protoplasmas); si elle devient spécifique, ce que l'expérience, répétée un grand nombre de fois, peut seule déterminer, l'utilité de cette opération change immédiatement de caractère : la greffe devient propre à la *création directe et raisonnée de variétés nouvelles*, en déterminant dans le sujet ou le greffon une variation que l'on serait souvent impuissant à obtenir par d'autres moyens. Ces variétés seront ensuite conservées par la greffe, si cela est possible, ou par tout autre moyen.

Enfin, l'action de la greffe sur les éléments reproducteurs et l'hérédité plus ou moins complète des variations produites

dans beaucoup de plantes par cette opération, ouvre pour les *semeurs* un champ encore bien peu exploré méthodiquement et qui promet d'être fécond en résultats pratiques.

On ne devra pas alors oublier dans la pratique que la variation peut ne pas se produire sur les plantes greffées, mais se manifester sur l'embryon seul et apparaître à la suite du semis de leurs graines.

On aura chance d'obtenir une amélioration en greffant une plante sur un sujet présentant des qualités qui manquent au greffon et réciproquement. De même pour un caractère déterminé que l'on désire faire acquérir à la descendance du sujet ou du greffon.

Les greffes successives de variétés de plus en plus différenciées par cette opération, la surgreffe, le rapprochement, la greffe-mixte, la greffe sur germinations, la greffe des fruits, des organes floraux, et en général des parties les moins différenciées des plantes, sont des procédés tout indiqués pour produire des variations plus profondes, puisqu'ils ont pour effet d'accentuer la réaction du soma sur les éléments reproducteurs.

Les variétés nouvelles obtenues par le moyen de la greffe suivie de semis seront fixées par sélection et se transformeront ainsi en races distinctes. Dans les plantes ligneuses, elles pourront encore être conservées directement par la greffe.

En résumé, comme je l'ai indiqué depuis longtemps déjà (1), la greffe est donc un moyen précieux de Perfectionnement systématique des espèces végétales, qui devra être employé de préférence quand on voudra créer des plantes nouvelles supérieures aux espèces actuelles à un point de vue utilitaire donné.

(1) J'ai indiqué pour la première fois cette méthode de perfectionnement systématique des végétaux par la greffe dans une Note publiée sous le titre suggestif de *Création de variétés nouvelles par la greffe* (C. R., 30 avril 1894). Je suis revenu, depuis, sur le même sujet dans un grand nombre de publications.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Greffe de Chou-rave blanc sur Chou-rave violet. Le tubercule fourni par le greffon s'est étiré à la partie supérieure. Le sujet présente des galles de *Baridius* très développées.

Fig. 2. — Rapprochement du Chou moellier et du Chou Minet (variétés de tailles différentes). La variété la plus vigoureuse prédomine aux dépens de la variété plus faible qui est restée très chétive, et attaquée de préférence par les *Baridius*.

Fig. 3. — A gauche, greffe d'Aubergine naine hâtive sur Tomate rouge grosse hâtive : le greffon est resté plus petit que le sujet et il s'est produit un volumineux bourrelet.

A droite, greffe d'Aubergine longue violette sur Tomate rouge grosse hâtive : le greffon est sensiblement de même taille que le sujet, et le bourrelet est très peu prononcé.

Fig. 4. — Rapprochement de deux Choux-raves, appartenant à la même variété. L'un de ces Choux, ayant une capacité fonctionnelle plus petite que celle de l'autre avant ou après la greffe, s'est moins développé (différences individuelles).

Fig. 5. — Tomate obtenue par le semis de graines récoltées sur une Tomate jaune ronde dont les fruits avaient été modifiés comme forme à la suite de sa greffe sur Tomate rouge grosse hâtive. Sur la portion figurée, on voit à la fois des fruits aplatis côtelés, ayant la forme des fruits du sujet; des fruits arrondis et lisses comme ceux fournis par la Tomate jaune ronde ; enfin, des fruits aplatis et lisses, intermédiaires comme forme entre les fruits de la Tomate jaune ronde greffon et de la Tomate rouge grosse hâtive ayant servi de sujet. Quelques grappes ont des fruits tous de même forme. Dans d'autres grappes, on trouve des formes différentes, c'est-à-dire des fruits côtelés ou non, arrondis ou aplatis.

PLANCHE II.

Fig. 1. — Greffe de Pommier dans laquelle le bourrelet est formé par le greffon plus vigoureux que le sujet. Cette greffe montre en même temps les mauvais résultats que l'on obtient en laissant les deux greffons. L'arbre s'écartèle sous l'effort du vent.

Fig. 2. — Greffe de *Cotoneaster nummularius* sur *Cotoneaster* des Alpes. Cet arbuste, vraiment de toute beauté, atteint plus de $3^{m},50$ de hauteur. La photographie ne permet pas de se rendre suffisamment compte du gracieux effet qu'il produit dans le pittoresque jardin de M. Aubrée (de

Rennes), surtout au moment où il est couvert de fruits; mais on peut se rendre compte facilement de ses dimensions.

Fig. 3. — Greffe de Pommier dans laquelle le bourrelet est formé par le sujet plus vigoureux que le greffon.

Fig. 4. — Greffe d'une lambourde de Poirier. A gauche, on voit une jeune lambourde; à droite, un jeune scion oblique, assez vigoureux.

Fig. 5. — Greffe de Pommier sur laquelle on peut observer les ravages du Gui. Beaucoup de branches sont réduites à des moignons desséchés. Dans le fond se voient d'autres Pommiers couverts de gui, et en mauvais état eux-mêmes.

PLANCHE III.

Fig. 1. — Greffe de Piment conique sur Tomate.

Fig. 2. — Greffe d'*Helianthus grandiflorus sulphureus* sur Topinambour.

Fig. 3. — A gauche : *Helianthus annuus* témoin. A droite : greffe de l'*Helianthus lætiflorus* sur l'*Helianthus annuus*; le greffon a un diamètre considérablement inférieur à celui du sujet.

Fig. 4. — A gauche : greffe d'*Helianthus annuus* sur l'*Helianthus lætiflorus*. A droite : *Helianthus lætiflorus* témoin, avec ses longs rhizomes traçants.

PLANCHE IV.

Fig. 1. — Topinambour normal, échantillon moyen. Les tubercules sont rapprochés près de la tige aérienne.

Fig. 2. — Topinambour issu des tubercules influencés par le greffon échantillon le plus vigoureux. Les tubercules sont pour la plupart séparés de la tige aérienne, et distants de 15 à 25 centimètres.

Fig. 3. — Branche d'Épine blanche ayant poussé sur le sujet qui porte le Néflier de Bronvaux. Les feuilles sont velues et moins découpées que dans l'Épine blanche (pousse jeune).

Fig. 4. — Autre branche venue dans les mêmes conditions; les feuilles sont tomenteuses; mais elles sont découpées comme celles de l'Épine blanche (pousse jeune).

Fig. 5. — Vieille pousse de la même branche sur laquelle les feuilles sont semblables à celles du Néflier. Cette partie porte des épines comme l'Épine blanche ordinaire.

Fig. 6 et 7. — Fleurs semblables à celles du Néflier, qui se sont développées sur l'une des branches précédentes, c'est-à-dire sur l'Épine blanche sujet.

PLANCHE V.

Fig. 1. — Rapprochement de deux Choux-raves de capacités fonctionnelles égales. Ils se sont développés tous deux également, après le rapprochement effectué à un même niveau sur chacun d'eux.

Fig. 2. — Rapprochement de deux Choux-raves de capacités fonctionnelles sensiblement égales. A la suite du rapprochement à des niveaux différents, la tuberculisation s'est faite presque également.

Fig. 3. — Rapprochement du Chou-rave et du Chou Minet. Ce dernier, de capacité fonctionnelle et de résistance moindres, est resté chétif. Le Chou-rave s'est mieux développé sans atteindre sa taille normale.

Fig. 4. — Greffe en approche de deux Choux moelliers de capacités fonctionnelles égales au début. Après le sevrage, le Chou sevré ayant perdu

en partie sa capacité fonctionnelle absorbante, est resté plus petit que l'autre dont l'absorption est restée directe.

PLANCHE VI.

Fig. 1. — Rapprochement du Chou-fleur et du Chou moellier. Le Chou-fleur est resté chétif, en allongeant ses rameaux, et le Chou moellier a durci.

Fig. 3. — Rapprochement du Chou-rave et du Chou moellier. Le Chou-rave est resté plus petit, et le Chou moellier a durci.

Fig. 4. — Rapprochement du Chou-fleur et du Chou-rave. Le Chou-rave s'est assez bien développé ; le Chou-fleur a produit ses inflorescences, mais les fleurs ont avorté.

Fig. 5. — Même rapprochement, dans lequel le Chou-fleur a donné des fleurs, des siliques et des graines en abondance.

PLANCHE VII.

Fig. 1. — Carottes obtenues par le semis des graines de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte rouge demi-longue. Au milieu, type à tubercule ramifié dont les parties sont un peu plus épaisses que celles de la Carotte sauvage. A gauche, type rappelant la forme du tubercule de la Carotte blanche fourragère. A droite, type intermédiaire entre les deux précédents.

Fig. 2. — Greffe en approche de quatre Choux-raves. Au sevrage ont été coupés deux greffons ; les quatre racines ont été conservées.

PLANCHE VIII.

Chou moellier de printemps résistant au froid, photographié au moment de la floraison. Ce Chou a été pris parmi les échantillons moyennement développés comme taille et comme grosseur de la tige.

PLANCHE IX.

Fig. 1. — Haricot de semis obtenu à la suite de la greffe ordinaire du Haricot noir de Belgique sur le Haricot de Soissons gros.

Fig. 2. — Haricot de semis obtenu à la suite de la greffe-mixte du Haricot noir de Belgique sur le Haricot de Soissons gros.

Fig. 3. — Chou géant obtenu à la suite du semis des graines récoltées sur un greffon de Chou gros placé sur Chou cabus. A cause de ses dimensions, la partie feuillée et ramifiée figure seule sur la photographie effectuée en février. Après l'effeuillage en octobre-novembre, de nombreuses pousses latérales se sont produites donnant à ce Chou l'aspect arborescent. Diamètre : 2 mètres; hauteur : 1^{m},80.

PLANCHE X.

Fig. 1. — Chou obtenu par le semis des graines de Chou-rave blanc greffé sur Chou-rave violet.

Fig. 2. — Autre Chou obtenu à la suite du même semis.



Greffes de Choux, d'Aubergines. — Rapprochement de Choux. — Tomate de Semis.

1



2



3

4



5



Greffes de Pommier. — Greffe de Cotoneaster. — Ravages du Gui.

1



2



3



4



Greffe de Piment sur Tomate. — Greffe des Hélianthus.

1 2

3 4 5

6 7

Topinambour. — Néflier de Bronvaux.

1



2



3



4



Rapprochement des Choux. — Greffe en approche de Choux moelliers.

1



2



3



4



Rapprochement du Chou-Fleur et de divers Choux.

1



2

Carotte de Semis. — Greffe en approche de Chou-Rave.



Chou moellier de printemps, en fleurs.

1 2

3

Haricots et Chou de Semis.

1

2

Choux-Raves de Semis.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE II

VARIATIONS PRODUITES DIRECTEMENT PAR UNE RÉACTION MUTUELLE DU SUJET ET DU GREFFON.

CHAPITRE III

SÉPARATION PARTIELLE DE L'INFLUENCE DE NUTRITION GÉNÉRALE ET DE L'INFLUENCE SPÉCIFIQUE A L'AIDE DE LA GREFFE-MIXTE.

DEUXIÈME PARTIE

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS PAR LA GREFFE.

CHAPITRE PREMIER

HÉRÉDITÉ DES VARIATIONS DE NUTRITION GÉNÉRALE DANS LA GREFFE ORDINAIRE.

CHAPITRE II

HÉRÉDITÉ DES VARIATIONS SPÉCIFIQUES DANS LA GREFFE ORDINAIRE.

CHAPITRE III

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS DANS LA GREFFE-MIXTE.

ÉTUDE ANATOMIQUE DE LA FEUILLE

DES

GRAMINÉES DE LA FRANCE

Par M. E. PÉE-LABY.

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

Je me suis proposé, dans le présent travail : 1° de grouper les Graminées de France d'après les caractères anatomiques des feuilles; 2° de faire connaître le rôle physiologique de certains tissus foliaires en me basant sur la disposition, la structure et le développement de leurs éléments.

Je ne m'occuperai que des Graminées croissant en France parce que, d'abord, il m'a été relativement facile de me procurer des spécimens vivants de presque tous les représentants de cette famille dans nos pays; ensuite, je considère les Graminées des steppes et des savanes comme dénuées d'intérêt et surtout d'applications pour nos contrées.

Cette étude n'a pas été entreprise dans le but de remplacer la classification naturelle des Graminées, mais bien pour faciliter et contrôler les déterminations faites au moyen des organes de reproduction. Dans certains cas, néanmoins, elle sera indispensable pour différencier une espèce d'une espèce voisine lorsque les caractères, tirés des fleurs et des fruits,

seront trop peu apparents ou feront totalement défaut. Dans d'autres, elle permettra, par l'examen anatomique de la feuille, d'arriver sûrement et plus rapidement à la détermination d'une Graminée.

En rapprochant les Graminées dont les feuilles possèdent des caractères histotaxiques communs, on ne doit pas s'étonner de trouver ensemble des espèces et même des genres très différents. Car on sait que la structure des organes, et surtout leurs modifications, dépendent, en grande partie, du milieu. Laissant de côté les causes qui ont pu faire varier la structure des feuilles de deux espèces voisines, j'ai préféré expliquer, par l'anatomie et l'étude du développement, les fonctions de certains appareils foliaires qui paraissent avoir échappé aux botanistes ou qui, du moins, n'ont pas été décrits.

En dehors des services qu'il peut rendre pour la détermination ou le contrôle des Graminées, ce groupement offre le grand avantage de pouvoir embrasser d'un seul coup d'œil les espèces qui ont subi les mêmes influences extérieures, qui possèdent les mêmes besoins, qui réclament des sols analogues ou les mêmes expositions ; en un mot, il permet de se faire très rapidement une idée sur la valeur culturale de chacune d'elles.

Rechercher donc les caractères histotaxiques communs aux feuilles des différentes Graminées de France, comparer ces caractères dans les espèces du même genre d'abord, et dans les genres d'une même tribu ou de tribus différentes ensuite, former autant de groupes qu'il existe de caractères importants différents, tel est le but de la première partie de ce mémoire.

Dans la deuxième partie, je consacre un certain nombre de chapitres à l'étude détaillée de la structure de quelques-uns des tissus sur lesquels repose le groupement établi, pour en déduire le rôle qu'ils jouent dans la vie de la feuille et, par suite, de la plante.

Pour atteindre ce double but, et pour être en mesure de généraliser les résultats de mes recherches, j'ai passé en revue *tous* les genres de Graminées vivant en France, et un certain nombre d'espèces de chaque genre, lorsque ces dernières étaient surtout susceptibles d'une application agricole.

Il était indispensable que les différents organes étudiés fussent comparables. Pour cela, je me suis toujours adressé à des feuilles de même nature, et, autant que possible, de même ordre : j'ai pris sur la tige, pendant la floraison, l'avant-dernière feuille qui précède l'inflorescence. Et les coupes ont été faites vers le milieu du limbe. De cette façon, il sera toujours possible de contrôler les faits avancés.

D'autre part, pour écarter toutes les causes d'erreurs provenant des terrains ou des climats différents, j'ai eu soin de prendre mes exemples dans le Jardin botanique de la Ville de Toulouse, c'est-à-dire dans des conditions identiques d'exposition et d'habitat. J'ai fait en sorte de ne prendre également que des Graminées provenant de graines récoltées dans ce Jardin, ou y végétant depuis longtemps.

Pour faciliter la lecture de mon travail, j'ai placé, dans le texte, un certain nombre de figures schématiques, en regard des exemples pris comme types. Je les ai dessinées toutes à la chambre claire, et j'ai choisi, autant que possible, le même grossissement pour en faire plus aisément la comparaison. De cette façon, l'importance relative des divers tissus foliaires ressort nettement et permet d'établir un classement des espèces possédant des caractères morphologiques communs.

Dans le même but, j'ai reporté à la fin du mémoire un certain nombre de figures de détail, dessinées dans les mêmes conditions, mais à une échelle beaucoup plus grande.

Elles sont réunies dans les planches XI, XII et XIII.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE.

Les botanistes qui ont étudié la structure anatomique des Graminées sont peu nombreux. Sans vouloir remonter au delà de ce siècle, on ne voit guère que Palisot de Beauvois qui se soit préoccupé de la structure de la feuille (1). Se basant sur ce qu'avait dit Linné, il eut le tort de répéter après lui cette phrase : « Les feuilles des Graminées ont une structure analogue; elles se composent toujours des mêmes parties. » De telle sorte que les botanistes venant après lui s'en rapportèrent pleinement à ce qu'avait écrit un *maître* qui avait établi d'une façon si heureuse les grandes divisions de cette famille. Ils ne songèrent pas à vérifier la partie relative à l'anatomie de la feuille, et l'on conserva l'opinion de Linné jusqu'en 1865.

A cette époque, plusieurs auteurs allemands reprirent, en même temps, et chacun de leur côté, l'étude des Graminées. L'un d'eux, Hingshausen, essaya une détermination des plantes de cette famille par la nervation des feuilles (2). Il est le premier qui ait figuré la communication entre elles des nervures parallèles des feuilles.

Les deux autres s'occupèrent plus spécialement de l'épiderme et de ses productions; le premier, A. Weiss (3), avait en vue la répartition des stomates; le second, Pfitzer (4), cherchait surtout à expliquer le fonctionnement des stomates au moyen de leur structure.

Il faut arriver en 1875 pour trouver un botaniste qui ait étudié, d'une façon complète, l'anatomie des Graminées.

(1) Palisot de Beauvois, *Essai d'une nouvelle Agrostographie*. Paris, 1812.
(2) Hingshausen, *Beitrag zur Kenntniss der Nervation der Gramineen* (Akad. de Vienne, oct. 1865).
(3) A. Weiss, *Jahrbüch. für wissenchaftl. Botan.*, Bd IV, 1865, p. 125-196.
(4) Pfitzer, *Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen*, in Pringsheim Jahrbüch., Bd VII, p. 556-8.

Duval Jouve, en effet, faisait paraître, à cette date, sur cette famille de plantes, un grand travail qui devait généraliser et compléter un autre premier mémoire paru en 1870, et qui avait pour objet la distinction spécifique des *Agropyrum* de l'Hérault par les caractères tirés des organes de végétation, racine et rhizome, chaume et feuille (1). Dans son second mémoire, alors, il s'occupe, à un point de vue spécial, de l'anatomie des feuilles des Graminées en général (2).

Depuis Duval Jouve, on n'a plus à signaler, sur cette famille, que des notes destinées à élucider quelques points de détail sur l'organisation de ces plantes, ou des monographies de quelque tribu. C'est ainsi qu'en 1881, parut une monographie des Festucées d'Europe (3), par Ed. Hœckel. En 1886, Güntz, étudiant une particularité anatomique des feuilles, se basait sur le développement du tissu mécanique dû au climat ou à l'habitat, pour justifier la classification des Graminées de MM. Bentham et Hoocker, en Graminées de savanes, Graminées de prairies, Graminées de steppes et Bambusées (4).

Après lui, est venu Schwendener, qui s'est d'abord occupé de la structure des stomates chez ces plantes, travail qui parut dans les Mémoires de l'Académie de Berlin, en 1889 (5). L'année suivante, cet auteur publiait, dans le même recueil, une description détaillée de la *gaine scléreuse* (Mestomscheiden) des faisceaux libéroligneux dans les feuilles des Graminées (6).

Enfin, en 1891, un autre botaniste, passant en revue les

(1) Duval Jouve, *Étude anatomique de quelques Graminées de l'Hérault* (Acad. de Montpellier, t. VII, 1870).

(2) Id., *Histotaxie des feuilles des Graminées* (Ann. des Sc. nat., 6e sér., t. I, 1875).

(3) Ed. Hœckel, *Monographia Festucarum Europæarum* (Paris, 1881, ou Bull. Soc. bot. Fr., 1882).

(4) Güntz, *Untersuchungen ueber die anatomische Structur der Gramineenblätter* (Inaug. dissert. Leipsig, 1886).

(5) Schwendener, *Ueber die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen* (Sitzungsberichte der Akad. Berlin, 1889).

(6) Id., *Die Mestomscheiden der Gramineenblätter* (*in* Sitzungsber. Akad, Berl., 1890).

caractères histotaxiques de trois genres de Graminées originaires de l'Amérique du Nord, ne nous apprend rien de nouveau sur ce que nous savions déjà de leur organisation (1).

Depuis 1875, il n'a donc pas été fait d'étude générale sur l'anatomie comparée des feuilles des Graminées. Me plaçant à un autre point de vue que Duval Jouve, j'ai cru nécessaire de reprendre le travail de ce botaniste, d'abord pour bien préciser l'état de nos connaissances sur cette question et pour ajouter quelques faits nouveaux destinés à éclairer et à compléter la physiologie des feuilles des Graminées.

Ensuite, j'ai eu surtout en vue d'appliquer les résultats de mes recherches à la création d'un certain nombre de groupes ou de types de Graminées se différenciant les uns des autres par des caractères anatomiques bien distincts. Ces groupes permettront d'avoir une idée nette sur la nature des plantes qu'ils renferment, sur le milieu qui leur est le plus favorable, sur les besoins qu'elles réclament et, par conséquent, sur leur rôle et leurs services en agriculture.

CHAPITRE II

STRUCTURE GÉNÉRALE DES GRAMINÉES.

Morphologie externe.

Les plantes de la famille des Graminées se reconnaissent aux feuilles. Tout le monde sait, en effet, que la feuille d'une Graminée comprend trois parties : 1° une *gaine* fendue généralement (2), entourant toute la longueur de l'entrenœud ; 2° un *limbe* aplati, ayant la forme d'un ruban trian-

(1) Th. Holm, *Anatomical character of North American Graminea* (The Botanical Gazette, juin 1891).

(2) Les espèces suivantes font exception et possèdent des feuilles avec une gaine entière ou partiellement fendue : *Melica ciliata*, *M. Magnolii*, *Dactylis glomerata*.

gulaire, allongé, et portant des nervures sensiblement parallèles; 3° une *ligule*, située à l'intersection de la gaine et du limbe. Elle se présente ordinairement sous la forme d'une languette membraneuse, incolore, de dimensions très variables; ou bien elle est figurée par de simples poils.

Ces caractères suffisent pour empêcher toute confusion avec d'autres plantes. Tout au plus si, à première vue, les feuilles des Graminées pourraient être prises pour celles des Cypéracées : mais, outre que la gaine fermée de ces dernières permet de les différencier des premières, il est d'autres caractères tirés du toucher, de la couleur et du port qui les font reconnaître immédiatement.

Cette ressemblance extérieure de toutes les feuilles des Graminées a fait croire pendant longtemps que leur structure interne devait être la même. L'on sait depuis longtemps qu'il n'en est rien. Aussi, ai-je eu l'idée d'utiliser les différences que présentent les feuilles dans leur anatomie pour baser sur elles une division des Graminées en groupes possédant les mêmes caractères foliaires.

Avant d'indiquer ces caractères histologiques, il est nécessaire de rappeler sommairement la structure normale des feuilles de ces plantes.

Si l'on prend une feuille de Blé, de Seigle, de Flouve, etc., et si l'on pratique des coupes transversales, on remarquera sur chacune d'elles un *épiderme* inférieur et supérieur recouvrant les divers tissus du mésophylle.

Épiderme. — Sur l'épiderme se voient les stomates disposés en lignes presque équidistantes, s'étendant sur toute la longueur de la feuille. Ces lignes ne sont pas situées d'une façon quelconque; elles occupent, comme nous le verrons plus tard, des positions déterminées.

Mais il est de nombreuses exceptions à cette structure que l'on croyait générale. D'abord, le nombre des lignes stomatifères restant fixe à la face inférieure de la feuille, augmente dans diverses proportions à la face supérieure. En-

suite, le nombre des lignes stomatifères et des stomates dans chaque ligne, allant sensiblement en diminuant à la face inférieure, tous les stomates disparaissent à cette face, de sorte que tous les organes de transpiration sont reportés à la face supérieure.

Le nombre et la répartition des stomates ont été étudiés par Weiss (1) dans un certain nombre de feuilles ; mais on dirait qu'il a négligé, à dessein, de parler des Graminées ; il n'en signale, en effet, que trois espèces, dans lesquelles il fait connaître seulement les dimensions de chaque stomate, et le nombre de ces organes par millimètre carré.

Dans son mémoire sur la *Structure des épidermes*, Pfitzer parle du mode de développement des stomates et de leur répartition sur les deux faces des feuilles. Mais, outre qu'il ne considère qu'un très petit nombre de Graminées, il cite, parmi ces dernières, certaines feuilles manquant de stomates à la face inférieure (2), lorsqu'elles en possèdent *sûrement*.

Duval Jouve n'admet pas que la face inférieure puisse être dépourvue de stomates. Si quelques feuilles semblent en manquer, c'est par suite d'un retournement de la feuille de 180° : la face supérieure est devenue l'inférieure et réciproquement (3).

Güntz (4), parlant des stomates des Graminées, s'inspire du mémoire de Pfitzer, et reproduit à ce sujet les mêmes erreurs.

Schwendener (5) ne se préoccupe pas dans son important travail de la répartition des stomates ; il s'applique simplement à nous donner une description bien détaillée de ces organes.

De tous les auteurs précités, aucun ne mentionne les modifications de structure apportées dans la feuille par l'ab-

(1) Weiss, *Jahrbüch. fur wissentchaft. Botan.*, t. IV, 1865, p. 125-196.
(2) Pfitzer, *loc. cit.*, p. 556-8.
(3) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 315.
(4) Güntz, *loc. cit.*, p. 27-28.
(5) Schwendener, *Ueber die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen* (Sitzungsber. der Akad. Berlin, 1889).

sence de stomates à une face. Cette question est cependant trop importante pour être passée sous silence; j'ai cru nécessaire d'en faire l'objet d'un chapitre spécial.

Quant aux cellules épidermiques, elles sont assez généralement semblables aux deux faces. Néanmoins, elles peuvent différer par la forme, le mode de fonction, et surtout par la nature de leurs membranes. Certaines cellules de l'épiderme supérieur prennent parfois des dimensions si considérables en épaisseur, qu'elles donnent naissance à un tissu spécial constituant l'*appareil moteur* dont il sera longuement parlé plus tard.

Mésophylle. — Le mésophylle des feuilles de Graminées se compose d'un *parenchyme vert* et parfois *incolore*, de *nervures*, et d'un *tissu de soutien.*

Parenchyme vert. — La partie verte de la feuille est uniquement constituée par le parenchyme chlorophyllien compris entre les deux épidermes. Il est formé le plus souvent de cellules presque isodiamétriques, laissant entre elles des méats de faibles dimensions. On n'y voit pas, comme dans la plupart des feuilles des Dicotylédones, des cellules palissadiques. Cependant, ces derniers éléments ne font pas défaut dans les feuilles des Graminées. Seulement ils existent exclusivement autour des nervures (Pl. XI, fig. 13 et 14). Cette dernière disposition des cellules palissadiques est tellement accentuée dans certaines feuilles de Graminées, qu'elle sera suffisante pour constituer un groupe bien caractérisé.

Nous verrons également que les *chloroleucites* des cellules palissadiques peuvent affecter deux formes bien distinctes, selon qu'ils appartiennent à telle ou telle catégorie de Graminées : leur nature chimique est, dans ce cas, un peu différente.

On peut rencontrer encore dans le mésophylle des feuilles des Graminées un parenchyme *incolore*, composé d'éléments de plus grandes dimensions. D'après sa position dans la feuille, et son existence principalement dans des espèces

aquatiques, on doit en conclure qu'il joue le rôle de tissu de réserve aqueuse, destiné à empêcher la dessiccation de la plante.

Nervures. — Plongées dans le mésophylle, comme dans les feuilles de Blé, de Seigle, etc., les nervures peuvent quelquefois faire saillie à la surface. La nervure médiane de la plupart des feuilles forme une côte proéminente à la face inférieure. Mais les saillies les plus curieuses par la forme et les dimensions sont celles qui existent à la face supérieure.

Quelle que soit la nervure que l'on considère, on la trouve constituée par un faisceau libéroligneux : ce faisceau représente l'appareil conducteur de la feuille. En général, il est entouré d'un endoderme représenté par une gaine d'éléments fortement lignifiés.

Cependant, il est des cas où le faisceau subit, dans sa structure, des modifications assez importantes pour servir de base à des caractères histologiques d'une réelle valeur.

D'autre part, en examinant une feuille de Blé, de Maïs, d'Avoine, etc., on remarque que toutes les nervures ne sont pas de mêmes dimensions. Ces différences extérieures correspondent à des variations dans la structure interne des faisceaux que l'on peut très nettement apprécier sur des coupes transversales. Ainsi, dans la figure schématique, page 241, représentant la feuille du *Cynosurus echinatus*, on constate nettement des grandes, des moyennes et des petites nervures. Observées à un grossissement plus fort, elles ont une structure différente.

En effet, dans la plus grande, que nous appellerons *nervure* de 1er ordre (n_1), on aperçoit dans le faisceau du bois une lacune, portant sur l'une de ses faces un vaisseau annelé. Au-dessus, à gauche et à droite, se trouvent deux larges vaisseaux rayés ou ponctués.

La nervure *moyenne*, que nous désignerons sous le nom de nervure de 2e ordre (n_2), porte encore les deux grands vaisseaux latéraux, mais la lacune a disparu.

Les petites nervures, qui sont alors de 3e et de 4e ordre (n_3 et n_4), ne possèdent plus ni le vaisseau annelé de la lacune, ni les deux larges vaisseaux latéraux. Elles se différencient par la quantité de méristème lignifié plus grande dans la n_3 que dans la n_4.

Enfin, on trouve une autre nervure plus petite (n_5) caractérisée par l'absence complète d'éléments lignifiés.

On peut donc rencontrer dans une feuille de Graminées cinq sortes de nervures, dont la distinction est très utile pour la description des divers tissus foliaires.

La nervure médiane d'une feuille n'est pas toujours constituée par un faisceau de premier ordre : elle peut comprendre un ensemble de faisceaux d'ordres secondaires (*Oryza*, *Sorghum*, *Panicum*, etc., etc.).

Gaine verte. — Si l'on considère une nervure d'une feuille de Pâturin, de Blé, d'Avoine, etc., on remarque que, en dehors de sa composition normale (bois, liber et endoderme scléreux), il existe une sorte de gaine entourant complètement le faisceau. Cette gaine est verte dans les jeunes nervures, mais elle perd totalement ou partiellement sa chlorophylle dans les nervures de premier ou de second ordre.

La structure de cette gaine est bien définie, et ne ressemble en rien aux tissus voisins. C'est pour cette raison que je crois nécessaire de préciser la constitution et le rôle de ses éléments.

La présence de cette gaine, verte ou incolore, n'a pas été signalée, à ma connaissance, autour des faisceaux, et en voici très probablement la cause. Les botanistes ont étudié l'anatomie de la feuille des Graminées surtout par des coupes transversales : dans ce cas, les cellules de la gaine ne se différencient pas des autres cellules vertes ; et quand elles sont incolores comme dans les nervures plus âgées, elles sont prises pour des éléments de soutien renforçant le faisceau. C'est uniquement par des coupes longitudinales que l'on peut apercevoir cette gaine supplémentaire, et que

l'on peut suivre son développement, comme nous aurons l'occasion de le voir plus loin.

De tous les auteurs consultés au sujet de cette nouvelle enveloppe du faisceau, Schwendener est le seul qui ait figuré, dans une planche de son Mémoire (1), un des éléments de cette gaine verte. Étudiant la gaine mécanique des faisceaux libéroligneux des feuilles des Graminées, il représente une section longitudinale d'un faisceau avec un des éléments en question ; mais il n'en fait pas une mention spéciale dans le texte.

Quant aux botanistes qui l'ont précédé, et qui se sont spécialement occupés du parenchyme assimilateur, tels que Haberlant (2), ils ne font pas la moindre allusion à ce tissu.

Tissu de soutien. — Dans la plupart des feuilles des Graminées, on trouve encore un tissu dont le rôle peut devenir très important, c'est le tissu *de soutien* qui, comme son nom l'indique, sert à soutenir la feuille dans l'air pour lui permettre d'exercer librement ses fonctions. Il est représenté par des bandes fibreuses, s'étendant de la base au sommet du limbe, situées au-dessous et parfois au-dessus de chaque faisceau. Tout en maintenant la roideur de la feuille, il protège l'appareil conducteur contre les agents extérieurs. Dans les feuilles peu développées, telles que celles de *Mibora*, *Psilurus*, *Kœleria*, etc., ce tissu peut manquer complètement.

L'appareil de soutien des feuilles de Graminées revêt des formes très variées et très intéressantes au point de vue de ses modifications avec le changement de milieu.

Tissu moteur. — On désigne sous ce nom l'ensemble des tissus qui produisent les mouvements d'enroulement et de déroulement des feuilles. Le fonctionnement de cet appareil est assez complexe quoique son organisation en soit relativement simple.

(1) Schwendener, *Das Mestomscheide der Gramineenblätter* (Sitzungsber. der Akad. zu Berlin, t. II, 1890).

(2) Haberlant, *Vergleichende Anatomie der assimil. Gevebesyst.* (*in* Pringsh. Jahrb., Bd XIII, 1882).

Division des Graminées d'après l'anatomie des feuilles. — Après avoir examiné un grand nombre de feuilles de Graminées, j'ai remarqué qu'il existait une analogie de structure dans celles qui étaient placées dans les mêmes conditions ambiantes. La nature du sol, l'exposition, l'état atmosphérique dominant, ont une influence bien marquée sur le développement de certains tissus, dans des feuilles appartenant à des espèces, ou même à des genres de tribus bien différentes. C'est ainsi que, pour prendre des exemples vulgaires, la structure de la feuille du Blé, de l'Orge, ne ressemble pas à celle de la feuille de la Fétuque ovine, parce qu'elles ne végètent pas *normalement* dans le même milieu.

C'est alors que j'ai cru à la possibilité de grouper les Graminées qui auraient les mêmes besoins, et qui par suite seraient de même nature au point de vue végétatif. Cette division, ainsi comprise, ne saurait avoir le moindre rapport avec la classification naturelle qui considère principalement la fleur. Néanmoins, elle peut avoir son importance, car elle permettra non seulement de connaître la structure des feuilles des Graminées renfermées dans un groupe, mais encore de donner une idée précise de leur station habituelle, de leur époque de végétation, et, jusqu'à un certain point, du terrain qu'elles réclament. Ainsi nous saurons, par l'anatomie de la feuille du Chiendent (*Cynodon dactylon*) que toutes les plantes du même groupe fructifient à la fin de l'été ou au commencement de l'automne, alors que les conditions de température ou d'humidité sont différentes de celles qui conviennent au Blé, à l'Orge, à l'Avoine, etc.

Il est d'autres Graminées qui fructifient à la même époque que le Chiendent, et qui différeront pourtant par leur anatomie foliaire. Je prends un exemple familier : la Flouve odorante (*Anthoxanthum odoratum*). Cette plante est vivace; elle fleurit d'abord au printemps, et refleurit assez souvent au mois d'août ou de septembre, en même temps que les *Maïs*, les *Setaria*, etc., du groupe du Chiendent. Cela tient en partie à ce que les feuilles de la Flouve sont constituées

de façon à pouvoir résister aux variations brusques de température ou à une grande sécheresse. Elle doit donc figurer dans un autre groupe que celui qui renfermera le Blé, l'Orge; comme aussi, par son évolution différente de celle du Chiendent ou du Maïs, elle devra appartenir à une division différente.

On voit, par ces exemples, qu'il est possible, au moyen de la structure des feuilles, d'arriver à un groupement rationnel des Graminées. Il est un autre moyen facile de comprendre pourquoi toutes les espèces d'un même genre ne peuvent pas rentrer dans le même groupe. Prenons le genre *Avena*. En comparant l'anatomie des feuilles de quelques espèces d'*Avena*, on reconnaît des différences en rapport avec leurs divers habitats. Ainsi, l'*A. sativa*, l'*A. fatua*, possèdent des feuilles ne ressemblant pas à celles de l'*A. montana*, ou de l'*A. sempervirens*, qui diffèrent, elles aussi, de celles de l'*A. pratensis* ou de l'*A. bromoïdes*. Les premières sont annuelles et terminent leur évolution au début de l'été; de plus, elles habitent les altitudes faibles; les secondes sont vivaces, mais croissent dans les hautes montagnes; les troisièmes sont aussi vivaces, mais ont un habitat différent. La structure comparée des feuilles des espèces d'un même genre nous donne donc des renseignements intéressants sur le milieu réclamé par chaque plante. Il en est évidemment ainsi pour toutes les espèces des autres genres n'ayant pas le même habitat.

Un autre avantage à retirer d'un pareil groupement des Graminées, c'est la facilité de détermination d'une espèce donnée. D'après ce qui vient d'être dit, les caractères anatomiques de la feuille de deux espèces n'étant pas les mêmes, et étant préalablement établis pour chacune, permettront de déterminer chaque espèce alors que les organes floraux feront défaut. Dans d'autres cas, ces caractères histotaxiques serviront d'excellent moyen de contrôle. Enfin, dans quelques espèces possédant des feuilles se ressemblant toutes extérieurement, comme c'est le cas pour certaines Fétuques à feuilles linéaires, on peut, au moyen des coupes

transversales, arriver à les différencier très nettement. Et je prétends qu'à moins d'avoir des spécimens à fleurs très nettement conservées et suffisamment développées, ce soit le seul moyen de distinguer exactement des espèces très voisines. Je me propose d'ailleurs, dans un autre Mémoire, de bien préciser les caractères histotaxiques non seulement des espèces du genre *Festuca*, mais encore d'un certain nombre d'autres Graminées vivaces qu'il est bon de différencier, au point de vue agricole, alors qu'elles ne sont pas en fleur.

Maintenant que nous connaissons la structure générale des feuilles des Graminées, il est bon d'indiquer les principaux tissus sur lesquels reposera le groupement que nous venons de justifier. Ce seront évidemment les tissus les plus sensibles aux variations des conditions ambiantes.

En première ligne, nous placerons l'*épiderme*. On voit que lorsque l'épiderme des deux faces foliacées est semblable, ces dernières sont sensiblement parallèles, et la plante n'est pas exposée à de brusques variations de température. C'est le cas de la majorité des Graminées annuelles comme les Céréales et la plupart des Fourragères qui fructifient avant les fortes chaleurs. Il est alors inutile que l'épiderme se modifie, pour mettre la feuille à l'abri d'une trop grande transpiration. D'autre part, la durée de la plante étant relativement courte, il faut que les fonctions d'assimilation et de chlorovaporisation puissent s'exercer avec le maximum d'intensité, et pour cela que les faces des feuilles de ces Graminées restent toujours planes. Donc, avec des faces parallèles, pas de variations épidermiques; mais des stomates sur les deux épidermes, et un parenchyme vert très développé.

Il est cependant une catégorie de Graminées qui fait exception à la règle précédente. Ce sont les Panicées, les Andropogonées, les Chloridées et les Maydées en général. Mais, comme nous le verrons, la nature et la disposition du parenchyme vert, ainsi que certaines particularités anato-

miques de leurs feuilles, les mettent à part dans la famille des Graminées. Par les caractères de végétation et de reproduction, ces plantes doivent former, à mon avis, un groupe bien distinct.

Un autre caractère, servant de base à cette division des Graminées, est tiré de l'état de la surface supérieure de la feuille. Plus exposée, en effet, que la face inférieure, aux influences extérieures (lumière et chaleur), elle devra aussi en subir des modifications plus profondes. C'est ainsi que la fonction de transpiration devient parfois beaucoup plus intense à cette face qu'à la face inférieure. Dans ce cas, la surface transpiratoire prend de plus grandes dimensions, ce qui ne peut avoir lieu que si cette surface porte des plis et des replis dont la profondeur variera avec le milieu. Aussi trouvons-nous, parmi les Graminées de France, tous les intermédiaires entre la face supérieure de la feuille absolument plane et la feuille munie de sillons dont la profondeur correspond aux 4/5 de l'épaisseur totale.

Une conséquence immédiate de cette disposition de la face supérieure de la feuille consiste dans l'augmentation sensible du nombre de stomates à cette face. De deux lignes stomatifères que l'on rencontre normalement entre deux nervures, le nombre peut être porté à huit (*Agrostis canina*, *Deschampsia cœspitosa*, etc.).

Grâce à ces sinuosités, la feuille peut facilement se replier autour de la face supérieure, de manière à ne présenter à l'extérieur que la face inférieure, moins riche en stomates.

Ces mouvements de la feuille peuvent être encore obtenus au moyen de *cellules motrices*, sans le secours des larges sillons qui occupent la place du parenchyme assimilateur. On trouve, en effet, dans les terrains relativement humides de certaines régions du midi de la France, des Graminées pouvant atteindre un grand développement, et dont les feuilles à faces planes sont mises à l'abri d'une forte transpiration par l'effet de ces cellules motrices.

Pour rendre la transpiration aussi faible que possible, les feuilles s'enroulent, ne présentant qu'une partie de la face inférieure à l'évaporation. Dans certains cas, même, les stomates disparaissent totalement sur cette face. Il sera donc aisé de former un groupe comprenant toutes les Graminées dont les feuilles présenteront ce caractère. D'ailleurs, cette disparition des stomates à l'une des faces entraîne des modifications de structure assez intéressantes et largement suffisantes pour ranger à part les Graminées qui les présentent.

Les feuilles des Graminées aquatiques ou vivant dans des lieux humides possèdent une anatomie particulière du tissu conducteur et de l'appareil aquifère. Pour cette raison, elles formeront un autre groupe, quoique les autres caractères morphologiques de ces feuilles paraissent normaux.

Enfin, le dernier groupe sera constitué par ces Graminées dont j'ai parlé plus haut, ayant un tissu assimilateur qui diffère de tous les autres par la forme et le contenu.

En résumé, l'on voit que les caractères histotaxiques servant de base à cette division des Graminées sont de premier ordre. Ils permettent d'établir *cinq* groupes se différenciant les uns des autres de la façon suivante :

	FACES DU LIMBE.	NOMBRE DE STOMATES.	PARENCHYME VERT.	CELLULES MOTRICES.
1er Groupe.	Parallèles.	Égal aux deux faces.	Normal.	*A.* Nulles. *B.* Développées.
2e —	Non parallèles.	Plus grand à la face supér.	Normal.	Très développées.
3e —	Non parallèles.	Nul à la face inférieure.	Normal.	Peu développées.
4e —	Parall. ou non.	Égal aux deux faces.	Avec lacunes.	Développées.
5e —	Parall. ou non.	Égal aux deux faces.	Uniqu. autour des faisceaux.	Peu ou pas développées.

1er GROUPE.

Dans toutes les Graminées de ce groupe, les feuilles possèdent des stomates en égal nombre aux deux faces, un parenchyme vert relativement abondant, et des faces sensiblement parallèles. Ces caractères, et principalement le dernier, n'excluent pas, comme nous l'avons dit, la présence d'un tissu moteur à la face supérieure. De sorte que nous devons établir deux sections comprenant : l'une, les Graminées dont les feuilles sont dépourvues de cellules motrices ; l'autre, celles qui ont des feuilles possédant un tissu moteur en voie de formation ou complètement développé.

Section A.

Les Graminées de cette section sont contenues dans un tableau qui comprendra, comme tous les suivants, d'abord les noms et la durée de la plante, avec l'indication de la tribu dans laquelle on la range; ensuite les particularités de structure, s'il y a lieu.

1er GROUPE. **Tableau I.** — SECTION A.

a) *Faces* du limbe parallèles.
b) *Stomates* en égal nombre aux deux faces.
c) *Cellules motrices* nulles.

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
Mibora verna P. B.	Phalaridées.	⊙
Lamarckia aurea Mœnch	Festucacées.	♃
Cynosurus echinatus L.	—	⊙
Briza maxima L.	—	⊙
Poa trivialis L.	—	♃
Lagurus ovatus L.	Avenées.	⊙
Bromus sterilis L.	Festucacées.	⊙
— *mollis* L.	—	⊙
— *erectus* Huds.	—	♃
— *inermis* Leyss.	—	♃
Triticum vulgare Vill.	Triticées.	⊙
Secale cereale L.	—	⊙
Hordeum vulgare L.	—	⊙

Mibora verna P. B. — Cette petite Graminée fleurit chez nous au premier printemps. Elle n'a que quelques jours d'existence. Son évolution est donc terminée avant les fortes chaleurs. Aussi, ses organes de végétation sont très réduits : ses feuilles, en particulier, présentent la structure la plus simple que j'aie trouvée dans cette famille.

Si l'on examine, en effet, une coupe transversale de cette feuille (fig. 1), on remarque un épiderme formé d'éléments à peu près égaux. C'est à peine si, de part et d'autre de la nervure médiane, on distingue, à la face inférieure, quelques cellules plus développées que les autres. Les stomates sont disposés normalement sur deux lignes, de part et d'autre de chaque nervure, aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure.



Fig. 1. — Section transversale d'une feuille de *Mibora verna* (1).

La feuille ne possède que trois nervures : une médiane de 2e ordre (n_2), et deux latérales de 3e ordre (n_3). Une gaine formée de cellules à parois peu épaisses, entoure chaque faisceau libéroligneux. C'est là tout l'appareil de soutien de cette feuille. On comprend qu'il n'a pas besoin d'être très

(1) Toutes les figures comprises dans le texte sont des *schémas* représentant la section d'une feuille ou d'une partie de feuille. Toutes ces figures ont été dessinées à la chambre claire et au même grossissement pour rendre les comparaisons plus faciles.

Les cellules épidermiques ou motrices sont limitées vers l'intérieur par un pointillé;

Les stomates sont marqués par une solution de continuité dans l'épiderme;

Le parenchyme vert est laissé en blanc;

Les nervures comprennent le faisceau libéroligneux et la gaine scléreuse ou endoderme : le bois est représenté par des hachures à 45°, et le liber est en blanc; dans l'intérieur, la gaine scléreuse est figurée par une couronne en noir foncé, dont l'épaisseur est en rapport avec la lignification et les dimensions de ses éléments constitutifs.

Le tissu de soutien, composé de fibres ou cellules ligneuses à parois très épaisses, est aussi représenté en noir foncé.

Quant aux autres éléments à parois lignifiées mais minces (tissu conducteur ou de soutien), il est aussi en teinte grise dont les tons sont d'autant plus foncés que les tissus sont formés d'éléments plus résistants.

développé pour soutenir une feuille dont les dimensions et la durée sont si faibles.

Le parenchyme vert est normal, c'est-à-dire composé de cellules relativement grandes, au nombre de 3-4 assises, disposées assez irrégulièrement entre les nervures. En dehors des méats ordinaires du parenchyme assimilateur, se trouvent de vastes lacunes en face de chaque stomate et constituant la chambre sous-stomatique.

De toutes les cellules vertes, il en est certaines qui se font remarquer par leur régularité dans leurs formes et dans leur position. Ce sont celles qui sont au contact de la gaine scléreuse. Elles se présentent en section transversale, avec des contours arrondis vers l'extérieur, au lieu d'être rectilignes comme chez les autres. Allongées dans le sens longitudinal, elles forment comme une sorte d'étui au faisceau libéroligneux, l'accompagnant dans tout son parcours, tandis que les autres cellules assimilatrices sont disposées perpendiculairement à cette direction, comme de vraies cellules palissadiques (Pl. XII, fig. 13 et 14). Et cela, non seulement pour la feuille du *Mibora verna*, mais encore pour toutes les autres feuilles.

Cette disposition spéciale des cellules constitutives de la gaine verte, et des autres éléments verts rangés normalement autour de cet étui, est constante chez toutes les feuilles des Graminées. Je ne l'ai pas rencontrée dans les feuilles des plantes dicotylédones (1), et je crois être le premier à la signaler dans cette famille des Monocotylédones. Sans rechercher les causes de cet agencement de cellules autour du faisceau, on peut cependant avancer qu'il est favorable à la rapidité des échanges gazeux ou liquides se produisant entre le tissu assimilateur et le tissu conducteur. J'estime, d'ailleurs, qu'au point de vue anatomique, il est assez intéressant pour être l'objet d'un chapitre spécial dans la deuxième partie de ce Mémoire.

(1) Pée-Laby, *Anatomie comparée des cotylédons et des feuilles chez les Dicotylédonées* (Thèse de doctorat, 1892).

On voit, par là, que la structure de la feuille du *Mibora verna* est des plus simples. Par l'absence de tissu de soutien, on comprend qu'elle doit appartenir à une plante d'une durée relativement courte.

Cynosurus echinatus L. — La première modification qui apparaît dans la structure des feuilles d'une durée plus grande, est celle de la présence d'un tissu de soutien plus ou moins développé selon les cas. Prenons, comme exemple, la feuille du *Cynosurus echinatus* (fig. 2).

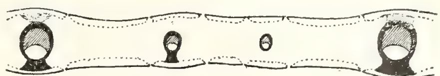


Fig. 2. — Section transversale d'une portion de feuille du *Cynosurus echinatus*.

Nous voyons, tout d'abord, que les nervures un peu importantes sont accompagnées d'une bande de fibres ligneuses à parois très épaisses et très résistantes. Ces éléments de soutien sont situés aux deux pôles du faisceau des nervures de 1er ordre. Ceux du pôle inférieur sont toujours plus résistants que ceux du pôle supérieur, comme l'indique la figure ; les uns et les autres sont disposés en éventail et rejoignent la gaine scléreuse avec laquelle ils se confondent. Les nervures de 2e ordre ne sont ainsi soutenues qu'au pôle inférieur du faisceau, à la face inférieure de la feuille. Les nervures de 3e et 4e ordre ne possèdent pas de tissu de soutien.

Rien, d'ailleurs, n'est plus variable que la présence d'un tissu de soutien autour des nervures de 3e et 4e ordre. Ceci dépend d'une foule de circonstances, parmi lesquelles on doit citer, en premier lieu, l'*habitat*. Nous verrons, en effet, que l'appareil de soutien peut prendre, dans certaines feuilles, un développement considérable.

Si l'on examine en détail la structure de ces bandes ligneuses, on constate qu'elles sont formées, à la face inférieure, de fibres très allongées, à section arrondie tout d'abord, pour devenir polygonales dans la suite (Pl. XIV, fig. 17). Les parois sont d'une épaisseur généralement fort grande, mais variable avec les plantes que l'on considère :

elles peuvent obstruer presque totalement la lumière de la fibre. Elles sont ordinairement fortement lignifiées.

La bande ligneuse située au pôle supérieur du faisceau est, au contraire, bien moins lignifiée. Les éléments qui la constituent sont aussi moins allongés. Leur section, arrondie sous l'épiderme, devient polygonale en se rapprochant de la gaine scléreuse; leur calibre est également de dimensions plus grandes. Les parois en sont plus minces, et la lignification va en décroissant de l'extérieur vers l'intérieur. Il n'est pas rare, d'ailleurs, de rencontrer des nervures qui n'ont que 3-4 fibres hypodermiques (Pl. XIV, fig. 18 et 23).

On peut donc dire qu'en général les feuilles des Graminées possèdent un tissu mécanique ou de soutien plus développé et plus résistant à la face inférieure qu'à la face supérieure. L'explication de cette différence réside dans la nécessité où se trouve la face inférieure de soutenir d'abord, et de maintenir ensuite le limbe de la feuille toujours roide Une autre remarque qui semble confirmer cette manière de voir est la suivante : l'appareil de soutien existe souvent seul au pôle inférieur du faisceau, comme on peut le constater dans les nervures de 2e ou 3e ordre du *Cynosurus echinatus* et de la plupart des feuilles des autres Graminées (*Triticum*, *Poa*, *Bromus*, *Hordeum*, etc.).

Résumé. — Quant aux autres tissus de la feuille du *Cynosurus echinatus*, ils sont semblables à ceux que nous avons vus dans la feuille précédente. Le parenchyme vert compris entre deux nervures est plus abondant, ce qui indique une feuille appartenant à une plante dont l'accroissement est rapide. Les nervures sont aussi plus espacées que précédemment.

Les feuilles des Graminées renfermées dans ce premier tableau possèdent donc les caractères suivants : les surfaces supérieures et inférieures du limbe sont sensiblement parallèles ; le parenchyme assimilateur est en général très abondant ; les stomates sont en égal nombre aux deux faces.

Les seules différences insignifiantes, et par conséquent insuffisantes dans ce cas pour distinguer deux espèces voisines, consistent dans le développement plus ou moins grand des divers tissus (mécanique, assimilateur et conducteur). Il me paraît donc inutile de décrire et de figurer des feuilles d'autres espèces appartenant à cette section : elles ne nous apprendraient rien de nouveau sur leur constitution.

1er GROUPE. — *Section B.*

Les feuilles des Graminées précédentes restent planes pendant toute leur vie, et présentent ce caractère même à la fin de la végétation, alors qu'elles sont desséchées. Mais il en est d'autres qui, tout en conservant leurs faces sensiblement parallèles, peuvent s'enrouler ou se replier autour de la face supérieure, et sont partiellement ou complètement contournées à leur mort.

Il est donc nécessaire de séparer, au point de vue anatomique, les Graminées qui offrent le caractère de pouvoir transformer quelques cellules de l'épiderme supérieur en un tissu particulier capable de provoquer le mouvement du limbe.

Les plantes comprises dans le tableau suivant posséderont donc des feuilles dont l'épiderme supérieur présentera un commencement de différenciation en tissu moteur, et d'autres chez lesquelles cette transformation sera totale. C'est ainsi par exemple que, dans la feuille du *Baldingera arundinacea*, les cellules motrices n'occuperont que le quart de l'épaisseur du limbe, tandis que celles du *Molinia cœrulea* pourront aller jusqu'à la moitié de l'épaisseur totale.

Il suffira donc, pour faire connaître l'organisation particulière des feuilles de ces Graminées, de décrire un exemple dans lequel le tissu moteur sera moyennement développé, me réservant de consacrer plus loin un chapitre à sa description, et à celle des nombreuses variations de structure qu'il présente dans la série des Graminées.

1[er] GROUPE. **Tableau II.** — SECTION B.

a) *Faces* du limbe parallèles.
b) *Stomates* en égal nombre aux deux faces.
c) Cellules motrices *développées.*

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
Brachypodium sylvaticum R. et Sch.	Triticées.	♃
— *distachyon* P. B......	—	⊙
Arrhenatherum elatius Koch........	Avenées.	⊙
Elymus Europæus L..............	Triticées.	♃
Phleum Bœhmeri Wib	Phalaridées.	♃
— *pratense* L................	—	♃
Phalaris nodosa L................	—	♃
Baldingera arundinacea Dum.......	—	♃
Ægilops ovata L..................	Triticées.	⊙
Anthoxanthum odoratum L	Phalaridées.	♃
Polypogon littorale Sm.............	Avenées.	⊙
Avena fatua L....................	—	⊙
Echinaria capitata Desf............	Festucées.	⊙
Danthonia decumbens D. C..........	Avenées.	♃
Molinia cœrulea Mœnch...........	Festucées.	♃
Milium multiflorum Cav............	Agrostidées.	♃
Briza media L..................	Festucées.	♃
Leersia oryzoides D. C.............	Oryzées.	♃

Phleum Bœhmeri Wib. — Cette Graminée est, avec le *Ph. pratense*, une de nos fourragères les plus rustiques. Les dimensions en largeur de la feuille sont relativement grandes. Si l'on pratique des coupes transversales dans le limbe, on remarque trois sortes de nervures, assez distantes les unes des autres (fig. 3), qui ne présentent rien de particulier en dehors de ce que nous avons dit précédemment.



Fig. 3. — *Phleum Bœhmeri*. Section transversale d'une portion de feuille munie de cellules motrices.

Les nervures de 1[er] et de 2[e] ordre sont accompagnées, à leurs deux pôles, de bandes de fibres de soutien analogues à celles que nous avons déjà vues. On peut dire néanmoins que chez les espèces de *Phleum*, l'appareil de soutien est, en général, plus important que dans la plupart des espèces fourragères. Et si ce n'était la forte dimension en largeur

de leur limbe, elles constitueraient une maigre ressource pour les animaux.

La principale modification anatomique de cette feuille de *Ph. Bœhmeri* consiste dans la transformation des cellules de l'épiderme. Entre deux nervures, en effet, ces éléments de la face supérieure seule s'allongent et semblent s'enfoncer dans le mésophylle de manière à constituer une bande dont la partie médiane est occupée par les plus grandes cellules, comme l'indique la figure 3.

Dans ce changement de forme, le volume de chaque cellule a augmenté, les parois latérales et profondes se sont considérablement amincies : à la place d'un tissu de revêtement ordinaire, s'en trouve un autre essentiellement élastique, dont les variations de volume provoquent les déplacements du limbe (Pl. XI, fig. 3 et 4). Nous verrons plus tard en détail la structure de l'*appareil moteur* des feuilles des Graminées ; qu'il nous suffise de savoir pour le moment que l'effet obtenu est en rapport avec la turgescence plus ou moins grande de ces cellules motrices.

Quant à l'épiderme inférieur, ses cellules ont conservé la même forme et les mêmes dimensions sur toute la surface du limbe. D'ailleurs, quelle que soit la feuille que l'on considère, ces cellules ne se transforment jamais en cellules motrices, comme le croyait cependant Duval Jouve (1), pour la raison bien simple que la feuille ne se replie jamais autour de la face inférieure. On remarque, au contraire, que les cellules de l'épiderme inférieur sont plus petites, plus pressées les unes contre les autres ; les parois en sont généralement plus épaisses. Cette différence va même en s'accentuant à mesure que l'on passe aux Graminées vivant sur des terrains secs et exposés aux fortes chaleurs de l'été. Les fonctions de la transpiration sont même considérablement affaiblies dans ces feuilles : les stomates, de dimensions plus faibles, s'espacent de plus en plus sur des lignes stomatifères.

(1) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 320.

En même temps que certaines cellules épidermiques de la face supérieure deviennent motrices, la portion du limbe située au-dessous s'incurve légèrement, de manière à former des sillons d'une profondeur peu marquée dans la feuille du *Baldingera arundinacea*, mais pouvant aller en croissant et devenir très sensible dans celle du *Milium multiflorum*, par exemple. Cependant, dans ces deux plantes comme dans toutes celles de ce sous-groupe, le nombre des lignes stomatifères n'a pas varié. Comme dans celles du 1er groupe, on en trouve une de part et d'autre de chaque nervure, aussi bien à l'épiderme supérieur qu'à l'épiderme inférieur.

En résumé, les feuilles de cette section se distinguent de celles de la section précédente par la tendance qu'offre l'épiderme supérieur à s'incurver entre deux nervures voisines, et à présenter des cellules motrices. Les autres tissus restent disposés et constitués de la même façon.

Remarque. — Si l'on examine la nomenclature des plantes renfermées dans les deux tableaux précédents, on aperçoit, tout d'abord, dans la première, un assez grand nombre de plantes annuelles comprenant surtout des céréales (*Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Hordeum vulgare*, etc.), plantes qui, dans nos pays du Midi ou de l'Ouest, ont terminé leur végétation vers la fin de juin ou au commencement de juillet. On y trouve ensuite un grand nombre de nos fourragères annuelles ou vivaces (*Bromus*, *Poa*, *Arrhenatherum*, *Holcus*, etc.), qui fleurissent également au printemps.

Le genre *Bromus* y figure avec un assez grand nombre d'espèces dont les feuilles possèdent des caractères anatomiques à peu près communs. On pourrait supposer qu'il en est ainsi pour les espèces d'un même genre : c'est au contraire une exception assez rare. Nous savons déjà que les variations dans la structure foliaire dépendent des conditions d'existence de la plante. Il est aisé de se rendre compte de ce fait en étudiant les *Festuca*, les *Agrostis*. Certaines espèces offrent une résistance très grande aux

changements de température et d'humidité, tandis que d'autres sont faites pour vivre dans des milieux dont les conditions sont à peu près uniformes. Entre ces deux types extrêmes, on rencontre tous les intermédiaires.

Dans le deuxième tableau, on y voit déjà des plantes plus rustiques, telles que certains *Phalaris*, *Phleum*, *Calamagrostis*, *Brachypodium*, etc. Deux espèces communes, *Avena sativa* et *Avena fatua*, y figurent avec un commencement de cellules motrices à l'épiderme supérieur de la feuille. C'est un indice que ces deux plantes peuvent supporter des conditions moins favorables que celles qui sont exigées par les Graminées du premier. Nous verrons un peu plus loin d'autres espèces d'*Avena*, résistant encore mieux aux variations atmosphériques, végétant et fructifiant à des altitudes plus grandes et sur des sols différents de ceux qui nourrissent nos Avoines communes.

2e GROUPE.

Les feuilles des Graminées de ce groupe se distinguent tout d'abord de celles du précédent par la face supérieure du limbe. En examinant les figures 4, 5 et 6, nous remarquons que, par suite des ondulations ou des sinuosités de cette face, l'épiderme qui la recouvre est de deux à trois fois plus long que celui de la face inférieure. Par suite, sa surface de transpiration devient de quatre à neuf fois plus grande, et peut alors contenir un nombre plus grand de stomates. Nous constaterons, en effet, dans toutes les feuilles de ce groupe, que les lignes stomatifères sont plus nombreuses à la face supérieure qu'à la face inférieure.

Comme conséquence de cette première modification, il en est une seconde qui porte sur le tissu moteur. Plus la profondeur du repli épidermique sera grande, et moins le tissu moteur sera développé. Car, pour se replier ou se contourner, le limbe aura moins d'effort à vaincre en ce point que s'il avait conservé toute son épaisseur ; d'où l'inutilité

d'un appareil moteur très développé. Les figures 4, 5 et 6 indiquent justement cette particularité : le tissu moteur est d'autant moins important que la sinuosité est plus profonde.

2e GROUPE. **Tableau III.**

a) Face supérieure du limbe munie de *sillons très profonds.*
b) Stomates en nombre *plus grand* à la face supérieure.
c) Cellules motrices *très développées.*

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
Trisetum flavescens P. B.	Festucacées.	♃
Schismus marginatus P. B.	—	⊙
Cynosurus cristatus L.	—	♃
Alopecurus pratensis L.	Phalaridées.	♃
Gaudinia fragilis P. B.	Triticées.	⊙
Lolium temulentum L.	—	⊙
— *perenne* L.	—	♃
Gastridium lendigerum Gaud.	Agrostidées.	⊙
Agropyrum glaucum R. et Sch.	Triticées.	♃
Ventenata avenacea Kœl.	Avenacées.	⊙
Vulpia pseudo-myuros S. W.	Festucacées.	⊙
Avena montana Will.	Avenées.	♃
— *pratensis* L.	—	♃
Lepturus incurvatus Trin.	Triticées.	⊙
Kœleria cristata Pers.	Festucées.	♃
— *hirsuta* Gel.	—	♃
Agrostis Alba L.	Agrostidées.	♃
Calamagrostis littorea D. C.	—	♃
Festuca elatior L.	Festucacées.	♃
— *gigantea* Vill.	—	♃
Airopsis agrostidea D. C.	Avenées.	♃
Catapodium loliaceum Link.	Triticées.	⊙
Agrostis canina L.	Agrostidées.	♃
Lasiagrostis calamagrostis Link.	—	♃

Cynosurus cristatus L. — C'est à dessein que je prends, comme premier exemple de ce groupe, la feuille de cette Graminée. J'ai, en effet, précédemment étudié et représenté la section transversale de la feuille du *Cynosurus echinatus.* De cette façon, la comparaison des deux pourra se faire plus facilement, et de la différence de structure de leurs tissus l'on pourra aussi plus aisément déduire leurs tendances à l'adaptation.

Ces deux Graminées sont relativement communes. Le

C. cristatus se rencontre dans toutes les prairies, il est très abondant dans les terrains maigres et secs où il se développe aux dépens d'autres plantes moins rustiques. Le *C. echinatus*, à cause de ses feuilles plus larges, à faces parallèles, réclame un terrain plus frais, plus ombragé.

Si nous examinons la moitié de la section transversale de la feuille du *C. cristatus*, on ne remarque pas, comme dans la plupart des autres feuilles, une nervure médiane bien accentuée; on y trouve un petit nombre de nervures de 1er, 2e et 3e ordre (fig. 4). Entre ces nervures, la surface supérieure décrit des sinuosités qui ne sont pas toutes d'égale importance; et quoiqu'elles ne soient pas très développées, on en remarque une qui porte quatre lignes stomatifères au lieu de deux. Au fond de chaque sinuosité, on peut distinguer une bande motrice assez prononcée, surmontant un parenchyme vert d'une épaisseur relativement grande.



Fig. 4. — *Cynosurus cristatus*. Section transversale de la moitié du limbe.

Un autre caractère de cette feuille de *C. cristatus* réside dans l'importance prise par le tissu de soutien. Les faisceaux de fibres situés au pôle inférieur des nervures s'étalent en éventail; leurs parois sont épaisses et fortement lignifiées. A la face supérieure, chaque saillie du limbe est également munie d'un faisceau d'éléments courts et moins sclérifiés, qui n'atteignent d'ailleurs pas la gaine du faisceau. Cette dernière est aussi très résistante. On comprend bien, à la seule inspection d'un pareil tissu de soutien, que le limbe de la feuille puisse se maintenir constamment rigide.

Il était intéressant de comparer cette structure à celle des feuilles basilaires de la même plante. Comme dans les

premières, la disposition des tissus y est la même : néanmoins, l'importance des éléments de soutien est plus faible.

Et si l'on rapproche ensuite la structure de la feuille du *C. cristatus* à celle de la tige, on y remarque également la prédominance du tissu de soutien. D'ailleurs, on peut dire, d'une manière générale, que lorsque les éléments mécaniques sont très développés dans la feuille, ils le sont au même degré dans la tige.

A côté du *C. cristatus*, on peut placer le *Trisetum flavescens*, le *Gaudinia fragilis*, l'*Alopecurus pratensis*, etc., tout autant d'espèces qui sont fréquemment associées dans les mêmes herbages. Ce rapprochement est complètement d'accord avec l'identité de structure foliaire de ces plantes.

Avena montana Vill. — Cette Graminée ne croît pas seulement sur les hautes montagnes, comme son nom spécifique semblerait l'indiquer; on la trouve à des altitudes de 800 à 1 000 mètres, et ses feuilles possèdent dans ces dernières stations la même structure que sur les rochers élevés.



Fig. 5. — *Avena montana*. Section transversale de la moitié du limbe.

En examinant la figure 5, représentant une section transversale de la moitié du limbe de cette feuille, on constate déjà que la face supérieure est plus ondulée, et que les sinuosités sont plus prononcées que dans la feuille précédente. On trouve sur les flancs de chaque sinuosité quatre lignes de stomates, et au fond une bande de tissu moteur composé de 3-5 cellules peu profondes. La face inférieure du limbe s'incurve légèrement en regard de chaque bande motrice de manière à diminuer l'épaisseur de la feuille en ce point, et à faciliter son enroulement. Ce même épiderme inférieur porte un nombre toujours invariable de lignes stomatifères. Mais il est facile de remarquer, comme d'ailleurs dans les exemples précédents, que les stomates sont plus éloignés les uns des autres sur chaque ligne. On peut

d'ailleurs établir, pour toutes les plantes du tableau III, que le rapport entre le nombre des stomates de la face supérieure des feuilles, et celui de la face inférieure, va en croissant depuis la première jusqu'à la dernière.

Le parenchyme vert de cette feuille ne présente rien de particulier. Il est traversé par des nervures assez fortes, accompagnées d'un tissu de soutien toujours plus développé à la face inférieure qu'à la face supérieure.

Nous constatons dans les feuilles de l'*Avena montana*, comme dans celles que nous rangeons dans ce groupe, que la gaine verte sus-endodermique perd de bonne heure son caractère de tissu assimilateur, au contact surtout du pôle inférieur du faisceau, où elle se confond avec le tissu de soutien; mais, en revanche, elle est plus développée soit sur les flancs, soit au pôle supérieur des nervures (Pl. XII, fig. 17).

Cette remarque a son importance; car elle prouve qu'à mesure que le nombre de stomates décroît à la face inférieure, la partie de la gaine tournée vers la face supérieure prend un plus grand développement. Nous aurons d'ailleurs l'occasion, dans la suite, de faire cette constatation d'une façon plus nette.

A côté de l'*Avena montana*, on peut placer des Graminées telles que l'*Agropyrum glaucum*, l'*Agrostis alpina*, les *Kœleria setacea* et *K. cristata*. — Le *K. hirsuta*, très commun aussi, diffère du *K. cristata* par l'absence presque complète d'éléments fibreux qui semblent remplacés par le revêtement pilifère de cette feuille.

Lolium perenne L. — Voici encore une autre plante résistant très bien aux variations brusques de température et s'accommodant facilement de tous les sols.

Si l'on pratique des coupes transversales dans la feuille de cette Graminée si commune (fig. 6), on remarque que la face supérieure est parcourue par un grand nombre de nervures, en saillie, de dimensions inégales, et disposées de telle sorte

qu'entre deux nervures de 1er et de 2e ordre se trouve intercalée une nervure de 3e ordre. Parfois, les nervures de 1er ordre, au lieu d'être arrondies au sommet, sont étalées en éventail, et semblent abriter les nervures inférieures.

Cette disposition des nervures est assez fréquente dans les feuilles des Graminées de cette catégorie. Pour ne citer que deux exemples dans ce groupe, le *Kœleria hirsuta* et l'*Airopsis agrostidea*, présentent des nervures de 1er ordre (n_1) représentant en section des sortes de trapèze renversé, la plus large base tournée vers l'extérieur, et possédant même un rebord recouvrant en partie les nervures situées de chaque côté. Si l'on ajoute que la hauteur de ces nervures est, dans certains cas, assez considérable, on concevra combien alors la surface supérieure du limbe est plus grande que la surface inférieure.

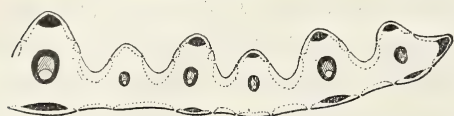


Fig. 6. — *Lolium perenne.* Section transversale de la moitié du limbe de la feuille.

Ces nervures en saillies inégales sont aussi très favorables à l'enroulement des feuilles autour de la face supérieure, et par suite à l'arrêt total ou partiel de la transpiration. Car, lorsque les saillies sont appliquées les unes contre les autres par leurs flancs, les stomates sont fermés ; et si, en outre, la feuille s'enroule, la transpiration de cette face est complètement suspendue.

Le parenchyme vert de la feuille du *Lolium perenne* est assez fortement réduit en face des sinuosités où les bandes de cellules motrices sont aussi peu développées.

La gaine verte sus-endodermique est devenue rapidement incolore, prenant toujours des dimensions plus grandes vers la face de transpiration.

Les nervures de cette feuille sont assez rapprochées, mais les faisceaux libéroligneux ne sont pas très développés. On en trouve surtout de 2e et 3e ordre. L'appareil de soutien, quoique peu important chez le *Lolium perenne*, est néanmoins toujours représenté par des bandes de fibres à parois

épaisses, accompagnant les faisceaux. Ces paquets de fibres cantonnées sous l'épiderme peuvent aussi, dans certains cas, rejoindre la gaine scléreuse du faisceau.

Comme voisines de la structure de cette feuille, on peut citer celles de la plupart des *Lolium*, des *Vulpia*, des *Agropyrum*, et la plus grande partie des nombreuses espèces du genre *Agrostis*, etc.

En résumé, si l'on considère l'ensemble des Graminées composant ce groupe et renfermées dans le tableau qui précède, on remarque qu'elles sont caractérisées par des feuilles dont la face supérieure est surtout organisée pour faciliter les fonctions de transpiration. Par le grand nombre de stomates qui sont localisés sur cette face, par sa grande facilité à se replier et à fermer plus ou moins l'ouverture des stomates, la transpiration de la feuille peut suivre absolument les besoins de la plante.

En outre, la face inférieure tend à perdre ses stomates, à devenir de plus en plus imperméable à la vapeur d'eau par suite de l'épaississement des parois épidermiques fortement cutinisées et même lignifiées en partie.

Le tissu de soutien est assez abondamment développé, ce qui est la caractéristique de plantes pouvant s'adapter à des milieux de moins en moins favorables et résistant relativement bien aux fortes chaleurs de l'été.

Enfin, ce qui est constant dans la structure de toutes ces feuilles, c'est le grand développement, vers la face supérieure, de la *gaine verte* sus-endodermique. La chlorophylle, renfermée dans les éléments jeunes, disparaît de très bonne heure dans les nervures de 1er et de 2e ordre. En coupe transversale, ces cellules paraissent toujours vides.

Remarque sur le tableau III. — En examinant les Graminées qui figurent dans le tableau précédent, on en trouve certaines qui sont très communes, mais très intéressantes par leur structure. Telles sont les Avoines, et en particulier l'*Avoine jaunâtre*, qu'on a détachée du genre *Avena* pour en

faire aujourd'hui le genre *Trisetum*, qui s'éloigne en effet un peu d'un *Avena* par ses caractères floraux. Cette plante vient assez facilement sur les terrains calcaires et les collines sèches; et l'on ne peut expliquer sa réputation comme plante fourragère que par la structure de sa feuille, qui la rend propre à résister à la sécheresse. Elle est, en effet, assez commune dans les prés, où elle remplace avantageusement, par la finesse du foin qu'elle fournit, certaines autres fourragères plus exigeantes sur l'humidité du sol, ou sur sa fertilité.

Quelques autres espèces d'Avoines, l'*Avoine des prés* et l'*Avoine des montagnes*, végètent bien, l'une dans les hautes vallées, l'autre sur les montagnes élevées, dans un sol calcaire non dépourvu de silice. C'est encore la structure de leurs feuilles qui leur permet de résister aux grands froids de l'hiver et aux fortes chaleurs de l'été.

Déjà même, pour les feuilles de nos Avoines cultivées, on remarque une organisation un peu différente de celles du Blé, de l'Orge, etc., qui semblerait indiquer pourquoi ces Graminées se contentent d'un terrain peu riche en humus ou moins profond que pour le Blé. D'autre part, dans les hivers rigoureux, les Avoines résistent aux gelées qui tuent le Blé et l'Orge. Les maladies cryptogamiques (Rouille, Charbon, Piétin) attaquent plus facilement les Blés que les Avoines.

Dans ce groupe, se voient encore des Graminées que l'on rencontre un peu partout pendant l'été. De ce nombre sont d'abord les Ray-Grass (*Lolium*). Le *Ray-Grass vivace* entre dans la constitution de toutes les prairies, et, dans des conditions peu favorables, peut donner un rendement considérable. Comme nous l'avons vu plus haut, sa feuille se rapproche de celle des Avoines avec des particularités de structure même exagérées, et peut permettre à la plante de supporter des sécheresses relativement fortes sans dépérir. Une autre espèce de Ray-Grass, le Ray-Grass d'Italie, est moins rustique et plus fragile, en raison justement de la

structure de sa feuille qui se rapproche plutôt de celle des feuilles du 2e groupe.

On trouve ensuite très communément certaines espèces d'*Agrostis*, l'*Agr. des Chiens*, l'*Agr. alpine*, etc., qui poussent dans tous les terrains secs, à la lisière des bois ou au bord des fossés, dont l'organisation du tissu foliaire rappelle celle des Ray-Grass. Très résistantes d'abord et peu exigeantes ensuite, elles font bien dans les herbages, mais doivent être introduites avec ménagement dans les prairies naturelles, en raison du faible rendement et de la médiocre qualité de leur foin à l'état sec.

3e GROUPE.

Les feuilles des Graminées comprises dans ce groupe, en dehors de certains détails de structure, se distinguent de toutes les autres par l'absence de stomates à leur face inférieure. Cette particularité purement externe se traduit à l'intérieur par des modifications d'un ordre plus élevé. Ces dernières portent : 1° sur la structure et la forme de la gaine verte; 2° sur l'importance du tissu de soutien.

Nous avons déjà vu que, dans les feuilles du groupe précédent, la gaine devenait incomplète au pôle inférieur et prenait un grand développement au pôle supérieur du faisceau. D'autre part, nous avons également constaté que l'épiderme de la face inférieure devenait de plus en plus imperméable par suite des épaississements sclérifiés que prenaient ses parois. Cette imperméabilité va être beaucoup exagérée par la présence de une ou plusieurs assises de fibres sclérifiées qui doubleront, dans certains cas, l'épiderme inférieur, de manière à augmenter en même temps la rigidité de la feuille.

En raison de l'aspect différent que présentent les feuilles dépourvues de stomates, à la face inférieure, on doit établir deux catégories dans ce 3e groupe : 1° les feuilles dont le limbe est *plan*, présentant une face supérieure et une face inférieure; 2° celle dont la face inférieure est seule appa-

rente, et qui sont dites *aciculaires* ou *filiformes*. A chacune de ces différences dans la forme correspondent des variations assez intéressantes dans la disposition des tissus foliaires.

3e GROUPE. **Tableau IV.**

a) Face supérieure *profondément* sillonnée.
b) Stomates *nuls* à la face inférieure.
c) Cellules motrices peu développées.

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
1° *Feuilles planes.*		
Brachypodium pinnatum P. B.	Triticées ou Hordéacées.	♃
— *ramosum* R. et Sch.	—	♃
Melica ciliata L.	Festucées.	♃
— *nutans* L.	—	♃
— *uniflora* Retz.	—	♃
Calamagrostris Epigeios Rth.	Agrostidées.	♃
Psamma arenaria R. et Sch.	—	♃
Festuca heterophylla Lam.	Festucées.	♃
— *rubra* L.	—	♃
— *duriuscula* L.	—	♃
— *glauca* Schrad.	—	♃
Corynephorus canescens P. B.	Avénées.	♃
Ampelodesmos tenax	Arundinées.	♃
Deschampsia cœspitosa P. B.	Avénées.	♃
Spartina stricta Roth	Phalaridées.	♃
2° *Feuilles aciculaires.*		
Festuca capillata Lam.	Festucées.	♃
— *ovina* L.	—	♃
— *heterophylla* Lam.	—	♃
— *rubra* L.	—	♃
Deschampsia flexuosa Gris.	Avénées.	♃
Stipa juncea L.	Agrostidées.	♃
— *pennata* L.	—	♃
Nardurus tenellus Rchb.	Triticées.	⊙
Psilurus nardoides Trin.	—	⊙
Nardus stricta L.	—	♃
Hierochloa australis R. et Sch.	Phalaridées.	♃

1re section. — Feuilles planes.

Brachypodium pinnatum P. B. — C'est une de nos Graminées les plus communes et les plus rustiques. On la trouve dans

tous les lieux incultes ou pierreux, luttant victorieusement contre l'envahissement des autres plantes, comme aussi dans les bas-fonds ou sur les sommets élevés.

La section transversale de sa feuille nous montre (fig. 7) des nervures faisant saillie à la face supérieure. Les sillons séparant deux nervures quelconques sont sensiblement égaux, et ont une profondeur moyenne d'environ la moitié de l'épaisseur totale de la feuille.

Au fond de chaque sinuosité se trouve une bande motrice composée de trois rangées de cellules d'un développement moyen, la médiane étant toujours d'une dimension plus grande (Pl. XI, fig. 8). Ces cellules font même une légère saillie dans la rainure, qui se trouve en outre protégée par une certaine quantité de longs poils.



Fig. 7. — *Brachypodium pinnatum.* Portion du limbe de cette feuille.

Quelle que soit la nervure que l'on examine, on trouve que le faisceau libéroligneux qui la constitue est relié aux deux épidermes par une bande de fibres fortement développées. A la face inférieure, ces éléments de soutien sont disposés en éventail appliqué contre l'épiderme; ils possèdent des parois très épaisses et très lignifiées.

Le tissu de soutien est si développé à cette face que les deux bandes voisines se rejoignent presque par les bords. D'autre part, en face de chaque sillon se voit une autre petite bande de ce même tissu qui rend, pour ainsi dire, continu le revêtement scléreux de la face inférieure du limbe.

On conçoit facilement qu'avec une telle disposition de l'appareil de soutien, il ne reste pas beaucoup de place pour le tissu vert en cet endroit, et qu'alors il n'y ait rien d'étonnant à ce que les stomates fassent défaut à la face inférieure. C'est en effet ce qui arrive sur toute la surface inférieure du limbe.

Sur cette même figure, on voit que la saillie de chaque

nervure est également protégée parune bande, peu épaisse, il est vrai, d'éléments de soutien, mais dont les parois sont aussi très lignifiées. En outre, le faisceau libéroligneux compris dans cette saillie se trouve relié à ces deux bandes protectrices par l'intermédiaire d'un autre tissu représenté en gris dans la figure 7. Ce tissu est constitué par des cellules relativement larges, à parois peu épaisses, mais néanmoins lignifiées.

Si l'on suit le développement de ces cellules, on constate que dans le jeune âge le contenu protoplasmique ne renferme jamais de chlorophylle. Peu à peu le protoplasma disparaît, pour faire place à un liquide de moins en moins dense, en même temps que les parois deviennent ligneuses. De sorte qu'à l'âge adulte ce tissu joue à la fois un rôle conducteur et un rôle de soutien.

A la partie inférieure, ce tissu fait corps avec la gaine sus-endodermique et se confond avec elle. En effet, on remarque de bonne heure, dans la gaine verte de cette feuille, la disparition de la chlorophylle, et le changement de tissu assimilateur en un tissu de soutien et conducteur, à parois lignifiées comme le précédent. Et n'était la forme des cellules de la gaine, il serait impossible de différencier ces deux tissus, à la partie supérieure du faisceau.

Tout le reste de l'espace est occupé par le parenchyme assimilateur dont les éléments sont de petites dimensions et assez pressés les uns contre les autres.

En résumé, l'examen de la section transversale de la feuille du *Brachypodium pinnatum* montre qu'elle appartient à une plante pouvant résister à des variations brusques de température ou à des conditions météorologiques peu favorables. Par ses cellules motrices et ses sinuosités assez profondes, elle peut aisément s'enrouler en aiguille, de manière à ne présenter à l'extérieur que la face inférieure dépourvue d'organes de transpiration.

Par cet exemple, on voit, en outre, que, par suite de l'absence de stomates à la face inférieure, les appareils de l'assi-

milation et de la transpiration sont surtout reportés vers la face supérieure. Il en sera de même pour toutes les plantes qu'il nous reste à examiner dans ce groupe.

A côté du *Brachypodium pinnatum* peuvent se ranger quelques autres Graminées, telles que le *Calamagrostis epigeios*, la plupart des *Melica* venant en France, etc., etc.

Deschampsia cœspitosa P. B. — Si nous examinons les feuilles de cette Graminée, nous remarquons qu'elles sont très longues et très étroites. De plus, la face supérieure du limbe porte des stries d'une grande profondeur et des nervures très saillantes munies de poils courts et roides qui ont fait ranger cette feuille dans la catégorie des feuilles *coupantes*. Que ce soit les feuilles basilaires ou les feuilles caulinaires que l'on considère, on remarque qu'elles sont toutes rigides, ce qui implique chez elles l'existence d'un tissu de soutien fort développé.

En effet, si l'on examine les coupes transversales de ces feuilles, on est frappé de la profondeur du sillon qui sépare une nervure en général de sa voisine (fig. 8). Cette profondeur est d'environ les 4/5 de l'épaisseur totale de la feuille. Avec une pareille disposition des nervures qui donnent à la section transversale du limbe l'aspect d'une lame de scie, le rapprochement des côtes sera très aisé et l'effort pour l'enroulement sera également très restreint. C'est ce qui explique le faible développement des cellules motrices dans les cas semblables; cependant, dès que l'on coupe une feuille de *Desch. cœspitosa*, on lui voit prendre presque immédiatement la forme sétacée ou en aiguille, due à l'enroulement dit *condupliqué*, par suite de l'absence de nervure médiane.

En examinant les feuilles d'une pareille Graminée, on ne s'explique pas tout d'abord comment elles peuvent se tenir roides dans l'air. Car les bandes de fibres de soutien situées au pôle inférieur du faisceau libéroligneux sont ici peu développées. Mais on remarque bien vite que les bandes scléreuses sous-épidermiques sont très étendues en largeur

si elles ne le sont pas en hauteur, et que, d'autre part, les parois des cellules épidermiques ont pris sur cette face une épaisseur de cutine considérable, comme l'indique le trait noir de la figure 8.

A la face supérieure, chaque saillie du limbe est protégée par une bande lignifiée très marquée, et, comme on peut le voir sur la figure, les bords de la feuille sont soutenus par un large faisceau de fibres à parois épaisses; sa forme particulière, en cet endroit, la rend très dangereuse pour la langue des animaux qui, par nécessité, se hasardent à la brouter. Car si ses larges touffes l'ont fait prendre par quelques auteurs pour une plante fourragère, elle est loin de posséder cette qualité et doit être impitoyablement bannie des prairies naturelles; d'ailleurs, elle ne vient bien que dans les sols acides, riches en humus, sur les friches principalement, et sur la lisière des taillis.

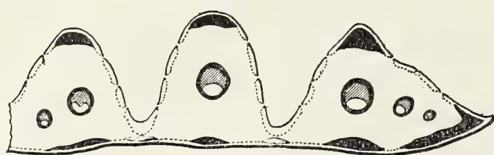


Fig. 8. — *Deschampsia cæspitosa*. Section de la moitié du limbe.

Au point de vue anatomique, cette feuille est encore remarquable par la place des lignes stomatifères situées uniquement sur les flancs de chaque saillie. Quelques-unes de ces dernières peuvent contenir jusqu'à trois faisceaux libéroligneux plongés dans le parenchyme assimilateur (fig. 8).

On peut placer à côté des feuilles du *Deschampsia cæspitosa* celles des *Festuca heterophylla* et *F. rubra*, dont le limbe est élargi, celles des *Lasiagrostis calamagrostis*, et quelques autres.

Festuca duriuscula L. — Cette Graminée, par ses feuilles presque constamment enroulées, peut servir de passage entre les précédentes à limbe plan très apparent et celles dont les organes foliaires sont naturellement sétacés ou jonciformes. Nous venons de voir que les feuilles du *Des-*

champsia cœspitosa et du *Brachypodium pinnatum* peuvent, au besoin, s'enrouler très facilement; nous allons constater que celles du *Festuca duriuscula* et de ses semblables s'enroulent non moins aisément, quoique par un mécanisme différent.

Les dimensions en épaisseur et en largeur des feuilles du *Festuca duriuscula* sont relativement faibles. La comparaison des figures 8 et 9, dessinées à la même échelle, peut donner une idée du peu d'importance que prend le parenchyme de cette dernière. Par les temps humides, le limbe est sensiblement étalé. Dès que la sécheresse ou la chaleur se font sentir, il s'enroule promptement. On dirait une plante à feuilles aciculaires.



Fig. 9. — *Festuca duriuscula*. Section transversale de la moitié du limbe.

Cette Graminée habite les collines sèches ou les terrains incultes.

En coupe transversale (fig. 9), elle se présente avec une nervure médiane en saillie à la face inférieure et des nervures latérales de second et de troisième ordre (n_2, n_3) assez rapprochées. A la face supérieure, le limbe est contourné au-dessus de chaque nervure, en saillies arrondies. Entre deux nervures consécutives se trouve un sillon d'autant plus profond qu'il est plus rapproché du milieu de la feuille. C'est aussi dans cette région que les cellules motrices sont plus développées.

L'aspect de la figure 9 suffit pour faire comprendre le mode d'enroulement de cette feuille. Les deux moitiés du limbe se contournent et se rapprochent partiellement de la nervure médiane, pendant que le tissu moteur situé de part et d'autre de cette dernière les applique fortement l'une contre l'autre, de manière à donner à la feuille l'apparence jonciforme.

Mais ce qui frappe tout d'abord, c'est la disposition toute

particulière du tissu de soutien. Au lieu d'accompagner, comme précédemment, chaque nervure, en formant une bande protectrice à chacun des pôles du faisceau, les éléments de soutien sont reportés sous l'épiderme inférieur. Ils constituent en cette région un revêtement composé de 3-4 assises de fibres ligneuses, allongées dans le sens du limbe, s'étendant sur toute la surface inférieure de la feuille (fig. 9), et présentant en face de chaque faisceau des épaississements plus considérables. On conçoit qu'avec une pareille disposition on ne puisse trouver de stomates à la face inférieure. Ils sont, en effet, tous portés sur les flancs des saillies de la face supérieure, et comme la feuille est presque toujours enroulée, grâce à la bande de recouvrement, la transpiration et l'évaporation sont aussi faibles que possible.

Comme dans les feuilles précédentes, on remarque autour des faisceaux libéroligneux la gaine, qui, primitivement verte, affecte la forme d'une *demi-couronne* au pôle supérieur, c'est-à-dire autour des éléments conducteurs du bois. Les cellules mêmes, ayant perdu la chlorophylle de très bonne heure, possèdent des parois légèrement lignifiées.

Telle est la structure anatomique de la feuille du *Festuca duriuscula*, structure qui la rend très propre à résister à la sécheresse, et qui en fait une plante relativement précieuse, parce qu'elle rend possible, avec quelques-unes de ses congénères, la fixation des terres sur les pentes arides des montagnes ou des collines dénudées. Avec quelques autres Fétuques, dont nous allons parler tout à l'heure, cette Graminée constitue la base des pelouses exposées aux ardeurs du soleil, au sommet des hautes montagnes.

A côté du *F. duriuscula*, on peut ranger quelques Graminées dont les feuilles se ressemblent et possèdent les mêmes propriétés, telles que la variété *F. glauca*, très commune sur nos coteaux, le *Corynephorus canescens*, l'*Ampelodesmos tenax*, le *Psamma arenaria*, le *Spartina stricta*, etc.

2e section. — *Feuilles filiformes ou aciculaires.*

Festuca capillata Lam. — Quoique le limbe des Graminées dont nous venons de parler soit normalement peu étalé, les feuilles ne prennent la forme aciculaire que par les temps secs. Les feuilles que nous allons décrire maintenant, et qui forment la deuxième section de ce groupe, possèdent cette forme aciculaire pendant toute leur vie, et sont dites, pour cette raison, *sétacées*. Cependant, en dépit de cette apparence, on peut toujours reconnaître chez elles, contrairement à la croyance de la plupart des botanistes herborisant, une face supérieure et une face inférieure. La ressemblance avec les feuilles d'un jonc n'est donc pas réelle.

Considérons, en effet, une section transversale d'une des feuilles du *F. capillata* (fig. 10). Nous constatons que chaque moitié du limbe est sensiblement bombée vers l'extérieur; de plus, que l'une des deux moitiés est plus petite que l'autre, de sorte que, lorsqu'elles sont appliquées par la face supérieure, l'une recouvre, par son extrémité, une partie de l'autre (1).

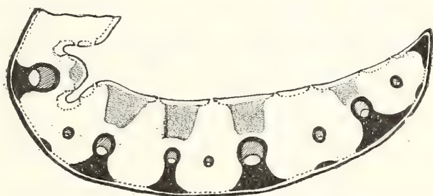


Fig. 10. — *Festuca capillata*. Section d'une partie du limbe montrant deux bandes motrices.

On remarque aussi que l'épaisseur du limbe est assez considérable, et qu'elle est surtout occupée par l'appareil conducteur et l'appareil de soutien. Le parenchyme assimilateur est relativement peu développé.

La surface supérieure du limbe est pour ainsi dire plane, et, pour cette raison, cette feuille devrait rentrer dans le premier groupe, sans la présence de deux sillons relativement profonds, situés de chaque côté de la nervure médiane, et sur lesquels nous allons bientôt revenir.

(1) L'espace a manqué pour représenter cette particularité sur la figure.

L'examen de la figure 10 nous montre un tissu de soutien très développé, avec la disposition normale, c'est-à-dire des faisceaux libéroligneux accompagnés sur toute la longueur de la feuille de bandes de fibres plus épaisses à la face inférieure qu'à la face supérieure. Les deux teintes de la figure indiquent la forme et la puissance relative de ces deux tissus.

Entre chaque faisceau libéroligneux et les éléments de soutien de la face supérieure, se voit un intervalle occupé par la gaine sus-endodermique qui prend des proportions assez considérables en cette région. Quant aux faisceaux eux-mêmes, ils sont assez rapprochés dans le mésophylle, mais leurs dimensions sont relativement faibles.

L'épiderme inférieur de cette feuille est ici spécialement renforcé par une forte couche de cutine. L'épaisseur de la paroi extérieure, représentée sur la figure par le trait noir, est considérable, et empêche toute communication avec l'extérieur. On conçoit que, pour ce motif, il ne puisse y avoir de stomates qui sont, en effet, tous situés à la face supérieure, de chaque côté des nervures.

Cette feuille présente encore la particularité de ne posséder que deux bandes motrices logées au fond des deux sillons placés de part et d'autre de la nervure médiane. Elles fonctionnent comme deux charnières, rapprochant et éloignant les deux moitiés du limbe, et, comme les cellules motrices sont peu développées, l'ampleur du mouvement est restreinte, et la feuille paraît alors toujours aciculaire. Nous reviendrons plus loin sur l'action des deux seules bandes motrices que l'on rencontre dans d'autres feuilles.

Une Fétuque confondue souvent avec le *F. capillata* est le *F. ovina*. A première vue, rien ne distingue ces deux Graminées, même lorsqu'elles sont en fleur. Une coupe transversale des feuilles dispense de regarder de si près les organes de reproduction, et permet de différencier ces deux plantes en toute saison. Dans le *F. capillata*, il n'existe que

deux bandes motrices, nous venons de le voir ; dans le *F. ovina*, on en trouve quatre, correspondant à trois saillies fortement prononcées à la face supérieure.

Dans le cas de détermination douteuse, on peut donc, par ce seul caractère morphologique, arriver plus rapidement et plus sûrement à préciser la véritable espèce de ces deux Graminées. Ce procédé si simple, je me propose de l'appliquer à un certain nombre de genres dont les espèces nombreuses et parfois voisines sont difficiles à différencier par les moyens ordinaires.

Festuca heterophylla Lam. — On sait que, parmi les Fétuques, les unes, comme le *F. ovina* et le *F. capillata*, possèdent uniquement des feuilles sétacées ou filiformes ; les autres sont munies de feuilles aciculaires à la base et de feuilles rubanées ou aplaties sur la tige et plus particulièrement au sommet. Le *Festuca heterophylla*, comme son nom l'indique, est dans ce cas, et une autre Fétuque très voisine, le *F. rubra*.

Avant de décrire la structure des feuilles de ces plantes, je me suis demandé si ces deux sortes de feuilles rentraient dans le même groupe, c'est-à-dire si toutes les deux étaient dépourvues de stomates à la face inférieure. Il aurait pu se faire que les feuilles basilaires, par exemple, en fussent seules dépourvues, ou inversement. L'examen anatomique m'a démontré, d'une part, que les unes et les autres possédaient ce caractère négatif, et, d'autre part, quelle que soit l'époque à laquelle on examine l'une ou l'autre des deux Graminées précédentes, les feuilles de la base qui persistent pendant l'hiver ou celles qui viennent au printemps possèdent absolument la même structure anatomique à la face inférieure. Il en est de même de celles qui n'apparaissent que plus tard sur la tige.

Nous allons seulement passer en revue les feuilles filiformes du *F. heterophylla* ; il nous suffit de savoir que les feuilles caulinaires se rapprochent, par leur structure, de

celles du *F. duriuscula.* ou du *Deschampsia cœspitosa*, etc.

La section transversale de la feuille basilaire du *F. heterophylla* présente un aspect tout particulier (fig. 11). Elle affecte la forme d'une sorte de quadrilatère irrégulier dont les angles sont nettement marqués. La plus grande diagonale correspond à la séparation des deux moitiés du limbe ; elle aboutit à l'angle le plus aigu représenté par l'arête de la nervure médiane. Les deux moitiés de la feuille sont repliées jusqu'au contact : l'un des côtés est plus grand que l'autre, de manière à fermer complètement la fente de communication vers l'intérieur.

Lorsque la feuille est dans cet état, elle a la forme d'un jonc. Mais dès qu'on place une coupe transversale de cette feuille dans l'eau, les deux moitiés du limbe s'écartent légèrement, laissant apercevoir les contours de la face supérieure. On peut alors voir que cette dernière porte quatre sillons assez profonds, deux correspondant à une moitié et deux à l'autre. Ces sillons déterminent, dans l'intérieur du quadrilatère, trois saillies : une médiane, située au-dessus de la nervure du même nom, et deux autres latérales.

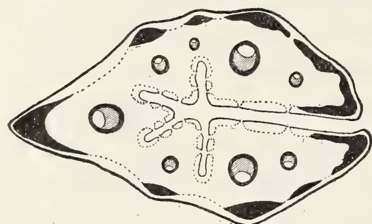


Fig. 11. — *Festuca heterophylla.* Section transversale du limbe d'une feuille de la base.

Ainsi, il existe donc quatre sinuosités étroites et profondes à la face supérieure de la feuille du *F. heterophylla*. Au fond de chaque sinuosité, quelques cellules motrices peu développées sont destinées à produire l'écartement ou le rapprochement des deux bords de la feuille, selon les besoins de la transpiration.

Comme on le voit également sur la même figure, le parenchyme assimilateur est très développé entre les nervures. Et, ce qui est ici très apparent, c'est la forme en demi-couronne affectée par la gaine sus-endodermique. Verte au début, elle perd de bonne heure sa coloration, ne renferme

plus que de l'eau, et lignifie légèrement ses parois.

Le tissu de soutien est encore ici complètement relégué à la face inférieure et sur les bords de la feuille. Il ne forme un revêtement presque continu qu'au voisinage des bords du limbe. Ailleurs, il est constitué par des bandes épaisses et résistantes de fibres ligneuses situées en face de chaque nervure.

A côté du *F. heterophylla*, on doit placer le *F. rubra*. Le port de ces deux plantes est tellement ressemblant que l'on confond très souvent ces deux Graminées, au premier abord. Car, les feuilles caulinaires ont la même structure; celles de la base, en section transversale, forment bien un quadrilatère, mais encore plus irrégulier; les deux côtés adjacents aux bords du limbe sont plus courts que dans le *F. heterophylla*. De plus, les sinuosités sont moins profondes et le tissu de soutien plus compact. Ces caractères sont constants : il suffit de les bien connaître pour différencier ces deux espèces lorsqu'on ne peut disposer que des organes de végétation.

Deschampsia flexuosa Gris. — Voici encore une Graminée dont les feuilles basilaires et caulinaires sont filiformes; mais par d'autres caractères morphologiques elles s'éloignent un peu des feuilles précédentes, dont la face supérieure est toujours franchement apparente. Ici la face supérieure existe en réalité, mais elle est si peu développée que le microscope seul peut la révéler et en faire connaître la structure.

On voit, en effet, que la forme générale de la section transversale de cette feuille est différente de celles que nous avons étudiées jusqu'ici. La face supérieure consiste en une invagination, une sorte de repli dont les bords viennent se rejoindre sur la ligne médiane supérieure, correspondant à la saillie produite par la nervure de même nom. Sur chaque repli interne de l'épiderme se trouvent les lignes stomatifères tellement voisines que l'on peut en compter *douze* sur une section transversale (fig. 12). Et si on ajoute que les sto-

mates sont bien plus rapprochés sur la ligne que dans les feuilles ordinaires, on comprend que la fonction de transpiration peut s'effectuer, à un moment donné, avec autant d'intensité que dans les feuilles aciculaires quelconques.

On remarque également que le nombre de faisceaux libéroligneux est très réduit, cinq en tout. Sur ces cinq, on en trouve un de 1er ordre, correspondant à la nervure médiane, deux de 2e ordre et deux de 3e, placés symétriquement.

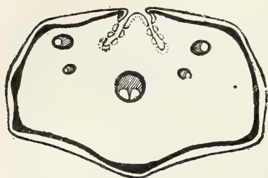


Fig. 12. — *Deschampsia flexuosa*. Section transversale d'une feuille caulinaire.

Mais, en revanche, chacun de ces faisceaux se trouve surmonté d'une demi-gaine sus-endodermique, ayant pris un développement considérable (Pl. XII, fig. 16). Les dimensions et la position de ses éléments indiquent ici très nettement le rôle conducteur ou de réserve qu'ils jouent par rapport au faisceau d'une part et à la face de transpiration de l'autre.

Quant au tissu de soutien, il est également très développé. Il revêt la forme d'une bande protectrice de revêtement entourant la feuille jusqu'aux bords du limbe. Cette bande présente des épaississements un peu plus considérables en face de chaque nervure, et contribue pour ainsi dire, à elle seule, à maintenir la rigidité de pareilles feuilles. Inutile d'ajouter que la transpiration est à peu près nulle à la surface inférieure de cette feuille.

Les feuilles des Graminées ressemblant à celle du *D. flexuosa* sont très rares en France; c'est à peine si l'on peut citer celles du *Stipa juncea*. Mais il n'en existe aucune qui soit absolument junciforme, c'est-à-dire qui ne présente pas une face supérieure et une face inférieure.

En résumé, dans ce groupe, nous trouvons des plantes intéressantes par la structure bizarre de leurs feuilles, dont on peut indiquer les caractères comme il suit :

Absence complète de stomates à la face inférieure de toutes les feuilles ; mais en revanche, nombre plus grand de ces organes à la face supérieure. Les feuilles se présentent presque toujours sous l'aspect de longues aiguilles très fines, soit que le limbe se soit replié, soit qu'il possède naturellement cette forme ;

Le tissu mécanique est plus développé que dans les feuilles d'aucun autre groupe ;

Enfin, la gaine sus-endodermique est toujours semi-circulaire, et ses éléments fort développés sont toujours situés du côté de la face supérieure.

Remarques sur les plantes du 3ᵉ groupe. — En jetant un coup d'œil d'ensemble sur le tableau précédent, on constate : 1° qu'il ne renferme pas une seule de ces Graminées qui puissent être conseillées comme fourragères ; tout au plus si les *Festuca ovina* et *F. duriuscula* sont pâturées, faute d'autres, par les moutons ; 2° que ce sont toutes, à part une seule, le *Nardurus tenellus*, des Graminées vivaces ; 3° enfin, qu'elles viennent, les unes et les autres, sur des terrains pauvres ou des coteaux desséchés ; on les trouve aussi dans les bois renfermant des substances acides provenant de la décomposition des bruyères. Si l'on ajoute que les tiges et les feuilles de ces plantes durcissent très vite par suite du grand développement des appareils de soutien ou de protection, on comprendra pourquoi elles sont dédaignées par les animaux. Le seul emploi qui puisse en être fait, lorsqu'elles sont en abondance, comme dans certaines plaines basses de la Bretagne, c'est de les faucher pour litière.

La dominante de ce tableau est représentée par le genre *Festuca*, qui renferme un grand nombre d'espèces possédant toutes les mêmes caractères. Celles qui ont été décrites plus haut, en effet, se rencontrent dans les mêmes habitats et possèdent une organisation leur permettant de résister victorieusement aux conditions extrêmes de température ou de climat.

Une Graminée que l'on est étonné de trouver dans ce groupe est le *Brachypodium pinnatum*, plante des plus communes, que l'on rencontre un peu partout, aussi bien dans les expositions les plus sèches que dans les bas-fonds humides. Les feuilles de cette Graminée, relativement larges, sont bien différentes par leur structure de celles des autres espèces de *Brachypodium*, d'une surtout, le *Br. sylvaticum*, qui est presque aussi commune que la première, dans les bois. Tandis que cette dernière possède des feuilles planes, ne s'enroulant pas, celles du *Brachypodium pinnatum* sont parcourues par de profonds sillons qui leur permettent de se replier quand le besoin s'en fait sentir.

Le *Br. ramosum*, la principale des Graminées des garrigues du Midi, est, avec le *Br. pinnatum*, la seule qui possède la même structure, caractérisée surtout par l'absence de stomates à la face inférieure. Outre que la feuille du *Br. ramosum* a des dimensions bien plus faibles, elle présente à la face supérieure des sillons-charnières plus profonds que dans la feuille de *Br. pinnatum*.

Au point de vue de la classification, s'il était permis d'appliquer l'anatomie des organes à la création des genres, je proposerai, pour justifier celle du genre *Brachypodium*, de réserver ce nom à ces deux Graminées qui diffèrent de leurs congénères par une structure particulière, et de laisser à ces dernières celui de *Bromus* qu'elles portaient d'ailleurs avant. La différence entre les longueurs des pédoncules floraux ne me paraît pas un caractère suffisant pour dédoubler un genre et en créer un second.

4e GROUPE.

Nous rangeons dans ce groupe les Graminées vivant dans l'eau ou du moins dans les lieux humides ou fréquemment submergés. Nous allons voir qu'elles sont douées d'une organisation toute spéciale.

4e GROUPE. **Tableau V.**

a) Parenchyme *lacuneux.*
b) Stomates en *égal* nombre aux deux faces.
c) Cellules motrices *développées.*

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
Phragmites communis Trin.	Arundinées.	♃
Arundo Donax L.	—	♃
Glyceria aquatica Walh.	Festucées.	♃
— *fluitans* R. Br.	—	♃
Catabrosa aquatica P. B.	—	♃
Hierochloa borealis R. et Sch.	Phalaridées.	♃
Oryza sativa L.	Oryzées.	⊙

En parcourant le tableau précédent, on s'aperçoit tout d'abord du petit nombre de Graminées aquatiques poussant en France. On est fort étonné ensuite de ne pas les y voir figurer même toutes. Ainsi, il semble naturel que le *Leersia oryzoides* devrait être placé à côté de l'*Oryza sativa*, et cependant nous l'avons trouvé dans le premier groupe. De même, il existe une autre Graminée, le *Catabrosa aquatica*, qui ne vit que dans l'eau, et que l'on croit devoir figurer dans le premier tableau à côté des *Poa*. Nous verrons plus tard pourquoi. En attendant, occupons-nous de la structure des feuilles des plantes de ce groupe.

Phragmites communis Trin. — Des coupes transversales pratiquées dans une des feuilles de cette Graminée (fig. 13) nous montrent :

Un limbe peu épais, parcouru par un grand nombre de nervures de tout ordre. Si nous en examinons une de 1er ordre, nous constatons la présence d'un endoderme assez développé, à l'intérieur duquel se voit le faisceau libéro-ligneux.

Ici se place une particularité anatomique que nous n'avons pas encore rencontrée. Le liber, dans ces plantes, est entouré pour son propre compte d'une deuxième enveloppe scléreuse qui s'appuie, d'une part, contre la gaine endoder-

mique, et, de l'autre, contre le faisceau du bois. Les éléments de cette gaine ligneuse se distinguent des autres éléments du faisceau ou bois par l'épaisseur de leurs parois (Pl. XIII, fig. 23). En dehors du faisceau et de sa gaine se voit une couronne de grandes cellules incolores que nous allons retrouver avec des dimensions exagérées dans les nervures secondaires, et qui caractériseront les feuilles de ce groupe.

Si nous examinons donc une nervure secondaire quelconque de cette feuille, nous constatons d'abord que la gaine scléreuse endodermique fait défaut. Seul le liber se trouve entouré, comme précédemment, d'une gaine scléreuse. Mais, en revanche, la couronne qui entoure le faisceau libéro-ligneux est formée de cellules dont les dimensions sont énormes. On s'aperçoit tout de suite que cette couronne n'est autre que la gaine sus-endodermique des groupes précédents : les éléments qui la constituent ont la même forme et jouent le même rôle de conduction ou de réserve pour l'eau. A aucun moment de leur existence, même lorsque la feuille est très jeune, je n'ai rencontré de la chlorophylle à leur intérieur. Leurs parois se lignifient de très bonne heure et résistent ainsi à l'affaissement.



Fig. 13. — *Phragmites communis*. Section transversale d'une portion du limbe.

Donc, dans les nervures secondaires des feuilles du *Phragmites communis*, l'endoderme scléreux serait remplacé par la gaine sus-endodermique qui prend des proportions plus grandes, et qui, dans ce cas, jouerait à la fois le double rôle de soutien et de conduction.

Les deux pôles de chaque nervure (fig. 13) sont protégés par des bandes de fibres sous-épidermiques à parois très épaisses, surtout au pôle inférieur. Entre deux nervures consécutives se trouve une bande motrice formée de grandes cellules occupant environ le tiers ou la moitié de l'épaisseur foliaire. Elles correspondent à une légère dépression de la

face supérieure, et sont en rapport avec le parenchyme assimilateur constitué par des cellules en palissades bien marquées (Pl. XIII, fig. 23).

Inutile d'ajouter que les feuilles de cette Graminée, comme toutes celles de ce groupe, ont des stomates sur les deux faces.

A côté du *Phragmites communis*, on doit placer l'*Arundo Donax*. Ces deux Graminées possèdent, en effet, la même structure foliaire et conservent la même disposition dans les tissus. Seulement, comme le limbe de la feuille de l'*A. Donax* est beaucoup plus épais, il est aussi nécessaire, la face supérieure restant à peu près plane, que l'appareil moteur soit plus développé que dans la feuille précédente. C'est pour cela que les bandes motrices, au lieu d'être constituées par une seule rangée de cellules, peuvent en comprendre deux et même trois (Pl. XI, fig. 10). L'ensemble de ces éléments moteurs s'enfonce jusqu'à une profondeur égale aux 3/4 de l'épaisseur du limbe. Duval Jouve, pensant qu'il ne pouvait exister qu'une assise de cellules *bulliformes*, avait pris celles qui sont situées au-dessous pour les éléments d'un parenchyme incolore (1). Nous aurons l'occasion plus loin de reparler de ce cas particulier et nous verrons comment l'étude du développement justifie la nature et le rôle de ces cellules.

Glyceria fluitans R. B. et *Glyceria aquatica* Walh. — Voici deux plantes très communes dans les fossés de notre contrée et que l'on confond assez aisément dans leur jeune âge. Elles vivent toutes les deux dans l'eau, et parfois côte à côte. A défaut d'organes floraux, un examen un peu attentif de leurs feuilles à la loupe permet de les distinguer, comme nous allons le voir.

Si on observe, au microscope, des sections transversales d'une feuille développée de *Gl. fluitans* (fig. 14), on remar-

(1) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 356.

que tout de suite une vaste lacune rectangulaire située entre deux nervures consécutives. Les bords de cette lacune portent parfois des restes des cellules qui, primitivement, la remplissaient et que l'on trouve encore dans les feuilles ou les parties de feuilles très jeunes : ce qui indique nettement que c'est par la résorption de ce tissu que cet espace aérifère s'est produit. On remarque en outre que la surface supérieure du limbe est sensiblement bombée juste en face de ces lacunes.



Fig. 14. — *Glyceria fluitans.* Section transversale d'une portion de feuille montrant les lacunes rectangulaires.

Le *Glyceria aquatica* se reconnaît tout d'abord à ce que le limbe est au contraire déprimé légèrement au-dessus des lacunes. Ces dernières ont aussi une forme rectangulaire, mais disposée d'une façon inverse à celle de la feuille précédente : la plus grande dimension du rectangle est perpendiculaire au limbe, au lieu d'être parallèle à la surface générale.

Dans l'une comme dans l'autre de ces feuilles, les nervures sont relativement assez distantes. On en trouve de 1er, de 2e et de 3e ordre. Les nervures de 1er ordre possèdent, comme d'ailleurs les secondaires, un endoderme scléreux entourant le faisceau. Et comme caractéristique des feuilles de cette nature, une gaine sus-endodermique composée de très grandes cellules et rejoignant, en face des pôles, les deux bandes hypodermiques de soutien.

Les nervures secondaires ressemblent aux précédentes : seulement les dimensions de la gaine aquifère sont plus grandes ; les parois en sont même assez fortement lignifiées.

On constate également l'absence complète du tissu moteur. Rien d'étonnant, car la feuille n'aura pas à s'enrouler pour échapper à la sécheresse, puisque, en principe, la plante ne peut végéter que dans l'eau.

Le tissu de soutien, comme on peut le voir sur la figure 14,

est aussi peu important, la feuille étant parfois surnageante. D'ailleurs, la structure de ces deux feuilles est conforme à celle des feuilles des autres plantes aquatiques qui possèdent toujours des lacunes aérifères servant à la fois à la circulation des gaz et à l'allègement de l'organe lui-même. Les stomates, conformément à ce qui se passe pour les feuilles des plantes qui ne sont pas constamment submergées, sont répartis sur deux faces, à leur place habituelle par rapport aux nervures.

Développement et formation des lacunes dans les feuilles des Graminées. — Si l'on étudie la formation de ces lacunes dans les feuilles du *Glyceria aquatica*, en suivant leur développement, voici ce qu'on observe : Au début, quand la feuille est très jeune, la place qu'occupent les lacunes n'est pas indiquée : toute l'épaisseur du limbe entre deux nervures est constituée par un parenchyme vert homogène. Mais à mesure que la feuille se développe, les cellules médianes seules du mésophylle prennent une forme étoilée à mesure que leur volume augmente et que leurs parois s'amincissent. Les méats laissés par ces cellules deviennent de plus en plus grands jusqu'à la formation complète du limbe. A partir de ce moment, la substance verte, qui était disparue en partie, ne se rencontre plus du tout dans ces cellules. Puis la gélification commence à partir du centre et se rapproche peu à peu des nervures et de l'épiderme.

On peut suivre sur une feuille non complètement développée ces différentes phases de la formation de la lacune, en partant du sommet et en allant jusqu'à la base, où alors la résorption des cellules étoilées est complète. Il ne reste que le faisceau libéroligneux entouré de la gaine endodermique et aquifère : cette dernière rattache le faisceau, par un tissu analogue, aux deux épidermes.

Dans le *Glyceria fluitans*, l'histoire du développement des lacunes foliaires est à peu près semblable ; elle ne diffère de la précédente que par l'absence du tissu étoilé. Ce dernier est remplacé par d'autres cellules, disposées sur trois

ou quatre rangées, et qui s'allongent de plus en plus jusqu'au moment où leurs parois, devenues assez minces, se résorbent de la même manière. Seulement, ici, la résorption du tissu lacuneux n'est jamais aussi complète que dans le *Gl. aquatica* : on trouve toujours autour des nervures, au-dessus de la gaine sus-endodermique, deux ou trois assises de cellules à chlorophylle.

Ces lacunes aérifères ne forment pas, comme on pourrait le croire, des tubes continus s'étendant de la base à l'extrémité de la feuille. De loin en loin, on rencontre des sortes de diaphragmes servant à faire communiquer transversalement les nervures parallèles, et renfermant, en effet, les faisceaux libéroligneux. Néanmoins, la communication entre deux lacunes consécutives n'est jamais interceptée.

Il était à présumer que les lacunes existant dans le limbe devaient aussi se rencontrer dans la gaine foliaire. Pour s'en convaincre, il n'est pas nécessaire d'avoir recours au microscope : il suffit d'interposer la gaine de la feuille du *Gl. aquatica* entre l'œil et la lumière pour apercevoir par transparence les dimensions en longueur et largeur de ces lacunes, ainsi que les diaphragmes qui les limitent. On peut alors remarquer que leur volume est plus grand dans la gaine que dans la feuille et que le tissu étoilé fait aussi complètement défaut.

Si dans le *Gl. fluitans* l'observation précédente ne peut pas être faite aussi facilement, on peut néanmoins, au moyen des coupes, se rendre compte de l'existence de ces lacunes dans la gaine de la feuille. Il est alors facile de constater que ces dernières n'atteignent jamais les proportions des autres, et qu'elles conservent toujours des traces du tissu étoilé.

J'ai eu également la curiosité de rechercher si ces lacunes, constantes dans la feuille, se retrouveraient dans la tige. Car, parmi les plantes des Dicotylédones aquatiques, ces sortes de réservoirs à air existent dans tous les

organes. De nombreuses coupes pratiquées à diverses hauteurs de la tige, à des stades de développement différents, ne m'ont pas permis de constater leur présence dans cet organe, même dans la partie corticale verte. La lacune centrale, seule, possédait des dimensions qu'on n'a pas l'habitude de rencontrer dans la plupart des autres chaumes. Il est permis de croire que c'est par cette dernière que s'effectuent les fonctions remplies par celles que l'on aurait pu trouver à l'extérieur de la tige et dont l'absence est ainsi justifiée.

Catabrosa aquatica P. B. — On croirait rencontrer chez cette petite Graminée aquatique les mêmes caractères que nous avons signalés dans les précédentes, puisque, comme les deux espèces de *Glyceria*, elle ne peut végéter que dans l'eau. Il n'en est rien, et l'on peut aisément être induit en erreur si l'on n'examine pas très soigneusement et à plusieurs reprises les feuilles de cette plante.

En effet, tant que le *Catabrosa* n'est pas en fleurs, ses feuilles ressemblent, par leur structure interne, à celles d'un *Poa* ; on ne constate pas la moindre trace d'un tissu étoilé, à plus forte raison d'une lacune. Ce n'est que plus tard, lorsque la fructification est terminée, que les feuilles présentent quelques lacunes irrégulières et assez mal définies. Néanmoins, leur existence incontestable permet de faire rentrer cette plante dans la catégorie des Graminées aquatiques. C'est aussi en raison de l'apparition tardive de ces faibles lacunes que l'on pouvait, comme je le disais plus haut, se dispenser de faire figurer le *Catabrosa aquatica* dans le tableau précédent, quand l'examen de ses feuilles est fait avant la fin de la végétation.

Hierochloa borealis R. et Sch. — Encore une autre Graminée aquatique dont les feuilles possèdent de vastes lacunes présentant une forme et une disposition assez intéressantes. Comme dans les *Glyceria*, elles sont situées entre deux ner-

vures parallèles. Mais, tandis que dans les premières la lacune occupait le milieu du mésophylle, elle est ici reportée à la face supérieure, immédiatement au-dessous de l'épiderme, de telle sorte qu'elle n'est séparée de l'extérieur que par une seule assise de cellules. D'autre part, comme elles occupent tout l'espace compris entre deux nervures, une seule rangée de cellules détachées de la gaine sus-endodermique intercepte la communication d'une lacune à l'autre. Cette bande d'éléments légèrement lignifiés fait l'office d'un pilier qui supporterait l'épiderme et empêcherait son affaissement.

Mais ce qui, à mon avis, rend encore plus intéressante l'étude de cette plante, c'est la différence de structure de ses feuilles avec celles de l'autre espèce d'*Hierochloa.* Il n'existe, en effet, en France, que deux espèces de ce genre de Graminées : l'une est celle que je viens de décrire, l'autre est l'*Hierochloa australis* R. et Sch., qui est très rare. Quoi qu'il en soit, cette dernière espèce, qu'il m'a été donné de voir dans l'Herbier de la Faculté des sciences de Toulouse (comme d'ailleurs la précédente), possède des feuilles dont les caractères anatomiques indiquent une Graminée ne pouvant vivre que sur des sols incultes ou des terrains desséchés ou pierreux. Elle se rattache intimement au groupe précédent (3[e]) par l'absence de stomates à la face inférieure et la facilité d'enroulement de ses feuilles.

Ainsi donc, les deux seules espèces d'*Hierochloa* vivant en France se rencontrent dans des habitats tout à faits différents : l'une dans les terrains submergés des montagnes, l'autre sur les collines dénudées et pierreuses. Excellents exemples pour montrer l'influence du milieu sur la structure des organes de végétation en général et des feuilles en particulier.

Oriza sativa L. — J'aurais pu me dispenser de décrire cette Graminée, puisqu'elle ne pousse pas naturellement dans nos pays. Néanmoins, comme elle s'acclimate assez

bien dans le midi de la France et qu'on la rencontre dans une foule de jardins, j'ai cru devoir indiquer rapidement l'organisation de ses feuilles, bizarre à une foule de points de vue.

Originaire des Indes, où elle recouvre des marais immenses, elle ne peut végéter, et même fructifier, qu'à la condition d'être constamment dans l'eau.

Si l'on pratique des coupes transversales dans une de ses feuilles, on est étonné de ne pas rencontrer de lacunes dans le limbe (fig. 15); elles sont, en effet, toutes réunies dans la nervure médiane qui, pour la circonstance, a pris des proportions énormes, à tel point qu'il m'a été impossible de la faire figurer à cette échelle dans le dessin précédent.

Cette nervure médiane est en saillie très prononcée, aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure, et comporte une épaisseur totale représentant quatre fois environ celle du limbe. Ce n'est pas, à proprement parler, une nervure unique, mais un ensemble de nervures de 3ᵉ ou de 4ᵉ ordre, disposées en bordure sous les deux épidermes. La partie centrale est occupée par deux grandes lacunes séparées par une cloison parenchymateuse mince, et s'étendant sur toute l'épaisseur de la côte. Ces lacunes sont, de loin en loin, coupées transversalement par des diaphragmes supportant les ramifications des faisceaux libéroligneux.



Fig. 15. — *Oriza sativa.* Section transversale d'une portion du limbe. La nervure médiane n'a pu être représentée.

Dans le limbe, on remarque (fig. 15) des nervures de différents ordres assez espacées, caractérisées par la présence, autour des faisceaux libéroligneux de cette enveloppe, de cellules aquifères des feuilles précédentes. Cette gaine est rattachée aux deux épidermes par des éléments de même nature. Elle diffère de celles que nous avons décrites précédemment par les dimensions plus grandes de ses cellules.

Entre les nervures, on trouve, à la face supérieure, des bandes motrices occupant en moyenne la moitié de l'épaisseur de la feuille et lui permettant de s'enrouler pour préserver la plante de la dessiccation, dans le cas où l'eau viendrait à faire défaut pour quelque temps.

Quant au tissu de soutien, il est représenté par une gaine endodermique scléreuse assez développée. Comme dans les nervures de 1er ordre, le liber se trouve entouré d'une deuxième gaine doublant la première à l'intérieur. Les bandes de fibres hypodermiques, situées au-dessus et au-dessous de chaque faisceau libéroligneux, existent bien, mais sont néanmoins assez peu développées.

Résumé. — Avec l'*Oriza sativa* se termine l'étude détaillée des feuilles des Graminées aquatiques, qui peuvent être caractérisées de la façon suivante :

Il existe toujours, autour de chaque faisceau libéroligneux, une gaine aquifère très développée ; cette gaine se reconnaît à la forme, aux dimensions et au contenu de ses éléments. Elle ne renferme que de l'eau dès qu'elle a atteint son complet développement ; les membranes de ses cellules se lignifient légèrement et concourent à en former un organe de soutien.

La présence constante de cette gaine aquifère accompagnant chaque nervure suffit pour justifier le groupement que nous avons établi pour ces Graminées. Les lacunes aérifères que l'on trouve chez quelques-unes ne peuvent caractériser ces plantes, puisqu'elles manquent dans la plupart d'entre elles. D'ailleurs, on peut les rencontrer dans des Graminées n'habitant pas les endroits humides, telles que les *Sesleria cœrulea* et *S. argentea* qui vivent sur les collines desséchées du Midi. La gaine scléreuse endodermique et la gaine libérienne peuvent aussi faire défaut chez quelques espèces.

Remarque sur le groupe précédent. — Les Graminées de ce groupe n'offrent pas un grand intérêt. Cependant, une d'entre elles, le *Glyceria fluitans*, pourrait être utilisée comme

plante bonne à être pâturée. La *Manne de Pologne* ou *Brouille*, comme on l'appelle vulgairement, donne une grande quantité de chaume et de feuilles recherchées par les bestiaux, les vaches surtout, à l'époque où les herbages sont desséchés par les fortes chaleurs de l'été. Sa culture bien comprise dans les pays marécageux aurait le double avantage de fournir un herbage précieux pour les animaux et de débarrasser les étangs et les marais de ces mauvaises espèces aussi disgracieuses qu'elles sont encombrantes. Le *Gl. fluitans*, avec ses longues tiges et ses feuilles nageantes, formerait à leur surface un tapis de verdure très agréable à l'œil et très utile en temps de sécheresse.

Le *Catabrosa aquatica* est aussi mangé avec plaisir par les bestiaux, mais les faibles dimensions de ses organes en font une plante fourragère peu recommandable.

5e GROUPE.

Les feuilles de ce groupe se distinguent de toutes les autres par une structure toute particulière, qui, à mon avis, est suffisante pour diviser la famille des Graminées en deux parties : la première comprenant les Graminées étudiées jusqu'ici, la deuxième celles dont il nous reste à parler.

La disposition des principaux tissus foliaires est, en effet, toute différente. Nous avons vu jusqu'ici que le parenchyme assimilateur était compris entre les nervures et les deux épidermes, et que ses éléments ne possédaient ni un ordre ni une forme bien déterminés. Ici, au contraire, le parenchyme vert est disposé en couronnes concentriques autour des faisceaux libéroligneux.

Il est un autre caractère anatomique de la feuille qui semble éloigner ces Graminées de toutes les autres : l'absence presque générale de gaine scléreuse endodermique autour des faisceaux. Certaines espèces en sont dépourvues complètement; d'autres n'en possèdent qu'aux nervures de 1er ordre ;

d'autres enfin, plus rares il est vrai, sont munies d'un endoderme normal à toutes les nervures. Dans cette catégorie de feuilles, l'endoderme des faisceaux a une tendance à disparaître. Nous verrons plus loin qu'il peut être remplacé par des éléments d'une autre sorte.

En raison de cette structure particulière des faisceaux, il aurait peut-être été possible de subdiviser ce groupe en trois parties. D'ailleurs, Schwendener (1) avait essayé de baser une classification des Graminées sur la présence ou l'absence de la gaine scléreuse autour du faisceau. Mais, outre le peu de valeur spécifique de ce caractère basé sur le tissu de soutien, qui est de tous le plus sujet à variations, il a le grand tort de réunir les plantes les plus disparates. Il sera nécessaire de signaler ces exceptions relatives à l'endoderme, lorsqu'elles se présenteront, mais je crois inutile d'insister pour le moment sur la distinction des Graminées basées sur ce caractère.

Le côté réellement intéressant de la structure de ces feuilles réside dans la disposition des tissus verts autour des faisceaux et dans la forme et la nature des corps chlorophylliens renfermés dans les éléments de la gaine.

Comme ces particularités sont générales et se rencontrent sans exception dans toutes les feuilles, il me suffira de décrire quelques-unes de ces Graminées pour s'en faire une idée précise. Je commencerai par une des plus communes, le Chiendent pied-de-poule.

Cynodon dactylon Pers. — Tout le monde connaît cette Graminée, qui fait le désespoir des cultivateurs. Quand elle a envahi un champ, ce n'est qu'après beaucoup de soins qu'on peut arriver à l'extirper : il suffit d'un brin de rhizome pour que sa propagation soit assurée.

Les feuilles sont insérées par deux à chaque nœud de la tige ; elles sont opposées. C'est une exception à ce que l'on trouve ordinairement dans cette famille. Le limbe, d'un vert

(1) Schwendener, *loc. cit.*, p. 255.

un peu glauque, est court et roide, aussi bien celui qui provient des feuilles nées sur le rhizome que sur la tige aérienne. La ligule est ici remplacée par des poils.

Si l'on examine une coupe transversale d'une de ces feuilles (fig. 16), on est frappé tout d'abord par le grand nombre de faisceaux libéroligneux, et par la disposition du parenchyme vert en couches concentriques autour de ces derniers. On distingue des nervures de 1[er], de 2[e], de 3[e] et de 4[e] ordre. Les nervures de 1[er] et de 2[e] ordre, seules, portent une gaine endodermique scléreuse (fig. 16). A la face supérieure, on remarque des bandes motrices très développées.

Considérons une nervure de 3[e] ou 4[e] ordre à un plus fort grossissement. Au centre se voit le faisceau libéroligneux dont la structure diffère un peu de celle que nous avons rencontrée jusqu'ici (Pl. XII, fig. 21). Le bois proprement dit est constitué par deux vaisseaux spiralés surmontés de quelques cellules ligneuses à parois lignifiées ; le liber n'offre rien de particulier. Mais le tout se trouve enveloppé d'éléments de dimensions plus grandes, à membranes minces, mais se lignifiant parfois à la fin de la végétation, seulement en face du bois : ces derniers éléments, qui existent constamment dans tous les faisceaux de cette catégorie, peuvent, à mon avis, être assimilés à une gaine endodermique, quoiqu'elle se trouve interrompue le plus souvent par des vaisseaux du bois qui s'appuient alors directement contre la zone verte la plus intérieure. C'est le cas du faisceau que je décris ici (fig. 21), et de la plupart de ceux des feuilles de ce groupe (Pl. XII, fig. 19, 20, 22). Ce qui semble justifier cette opinion, c'est la place de ces éléments dans les nervures de 3[e] et 4[e] ordre, et qui est celle de l'endoderme dans les nervures de 1[er] et de 2[e] ordre.



Fig. 16. — *Cynodon dactylon.* Portion d'une coupe transversale du limbe renfermant la nervure médiane.

Autour du faisceau libéroligneux ainsi constitué se trouve, comme le montre la figure 21, une gaine formée de grandes cellules renfermant une substance verte. Elle ressemble complètement à la gaine sus-endodermique des faisceaux précédents. En coupe longitudinale, les éléments qui la constituent paraissent deux fois plus longs que larges et sont plus fortement bombés du côté externe.

Mais ce n'est pas seulement par la forme et les dimensions que ces cellules se distinguent des autres éléments verts : c'est par la nature de leur contenu. En effet, si nous examinons une feuille de *Cynodon dactylon* très jeune, nous ne trouvons qu'un petit *nombre de corps chlorophylliens*, possédant des dimensions énormes, plongés dans le liquide protoplasmique de ces cellules. La figure 24 de la planche XIII représente deux cellules de cette enveloppe verte, à un grossissement de 600 diamètres. Dans l'une on compte, en section transversale, deux, et dans l'autre, trois de ces corps chlorophylliens en forme de massue. Chacun d'eux est formé d'un stroma protoplasmique composé de granulations de dimensions variables, assez pressées les unes contre les autres, et imprégnées de chlorophylle. Ces massues paraissent reposer par leur partie effilée sur la paroi interne de la cellule ; elles baignent dans un liquide incolore au milieu duquel se distinguent des cristaux d'oxalate de chaux, en forme de prismes droits, obliques, avec ou sans troncatures.

Si la feuille a été conservée dans l'alcool à 95°, les corps chlorophylliens ne se sont pas déplacés ; mais ils paraissent enveloppés d'une substance gélatineuse englobant les cristaux. La figure 25 indique la forme et les dimensions plus grandes des cristaux contenus dans deux cellules de la gaine appartenant à la feuille du *Panicum miliaceum*. On constate même qu'il en existe de maclés.

A mesure que la feuille se développe, le nombre de chloroleucites augmente dans les cellules, ce qui est conforme au développement du contenu de la cellule; mais leurs

dimensions diminuent dans le même sens. C'est ce que l'on peut voir facilement dans les feuilles adultes de *Sorghum halepense* et d'*Andropogon Ischœmum* (fig. 26 et 27). Les corpuscules chlorophylliens sont disposés sur plusieurs plans dans chaque cellule, mais conservent toujours cette forme allongée qui est la caractéristique des feuilles de ce groupe tout entier.

La coloration de cette gaine est aussi un peu différente. Tandis que le parenchyme environnant est d'un vert jaunâtre, la substance contenue dans les cellules de cette gaine interne a plutôt une apparence de vert bleuâtre. Ce qui laisse supposer que, dans le mélange constitutif de la chlorophylle, la phyllocyanine domine par rapport à la phylloxanthine. Le fait n'est pas nouveau et n'a, par lui-même, d'important que la relation de cette coloration bleuâtre avec la fonction de tels chloroleucites. J'ai cru cependant devoir le signaler, ne serait-ce que pour provoquer les recherches des physiologistes que la question intriguerait. Et si la remarque de cette coloration particulière des granules chlorophylliens a été déjà faite pour d'autres plantes, je crois être le premier à la signaler pour les feuilles des Graminées, ainsi que celle qui a trait à la forme et aux dimensions des chloroleucites de la gaine sus-endodermique.

Duval Jouve avait bien remarqué des cristaux, à son grand étonnement, dans les cellules de certaines de ces feuilles de Graminées; mais il ne s'était pas rendu compte de la nature du contenu vert de ces éléments. Il le croyait formé d'une substance amorphe imprégnée de chlorophylle, comme semble l'attester le passage suivant (1) : « Les unes (cellules) ont un contenu vert foncé, non en grains, mais plutôt en gelée verte, se contractant en gros flocons, souvent accompagnée de grands cristaux isolés et à faces bien développées... » Et un peu plus loin : « Cette forme de parenchyme vert m'a paru très digne d'attention :

(1) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 349.

d'un côté, parce que je n'ai jamais vu mention d'un tel état de la chlorophylle dans les végétaux vasculaires; de l'autre, parce que d'ordinaire les cellules ne contiennent pas en même temps des cristaux et de la chlorophylle. Je me permets de recommander l'examen du contenu de ces cellules aux botanistes... » Cette dernière phrase de l'auteur l'excuse jusqu'à un certain point de n'avoir pas distingué les corps chlorophylliens dans ces éléments. D'ailleurs, d'autres faits de ce genre, que l'on pourrait relever dans son Mémoire, prouvent surabondamment l'insuffisance des moyens d'investigation dont il pouvait disposer.

Revenons maintenant à la nervure de 3e ordre dont nous avions commencé la description. Autour de cette première enveloppe verte, à granules chlorophylliens particuliers, on en trouve une deuxième dont la constitution est toute différente.

En examinant la figure 21, on remarque, en effet, que sur la gaine contiguë au faisceau s'implantent normalement d'autres cellules allongées, étroites, laissant entre elles peu ou pas de méats, ayant par conséquent le faciès des cellules palissadiques ordinaires des feuilles des Dicotylédones. Ces éléments sont si petits et leurs parois sont si minces qu'il est difficile à première vue de distinguer leur forme. Il faut observer avec beaucoup d'attention ce parenchyme vert pour apercevoir les contours des cellules, et ce n'est que sur des coupes bien fines, et soigneusement traitées par l'hypochlorite de soude, qu'on parvient à bien les délimiter.

Les corps chlorophylliens renfermés dans ces cellules sont sphériques ou discoïdes, et ressemblent par leur coloration et leurs dimensions à ceux que l'on a l'habitude de rencontrer dans les cellules palissadiques.

Le tissu de soutien doit aussi nous retenir un instant. Aux deux pôles du faisceau (Pl. XII, fig. 21), on remarque des fibres hypodermiques ordinaires plus développées, et

plus épaisses à la face inférieure qu'à la face supérieure. Ces éléments de soutien pénètrent sous forme de coin jusqu'à cette couronne de cellules immédiatement en contact avec le bois et le liber, de sorte qu'ils rompent en deux points opposés la gaine verte. La figure 16 représente exactement la forme et la position du tissu fibreux par les teintes en rapport avec l'importance et l'épaisseur des parois de ses éléments.

Mais s'il est facile de reconnaître la nature du tissu qui pénètre dans la gaine verte au pôle inférieur, on a un peu plus de difficulté pour celui du pôle supérieur. En effet, c'est une seule cellule qui fait suite aux fibres hypodermiques (Pl. XII, fig. 21), et qui constitue une sorte de coin. Mais on s'aperçoit bien vite que c'est la cellule culminante de la gaine qui a perdu son contenu, et dont les parois se sont légèrement lignifiées. Cette transformation partielle des éléments de la gaine assimilatrice en tissu de soutien ne doit pas nous étonner, puisque, comme nous l'avons vu, elle peut devenir totale. Il est des nervures de la feuille du *Cynodon dactylon* dans lesquelles cette cellule cunéiforme à parois lignifiées est mieux marquée et pénètre complètement jusqu'au tissu ligneux du faisceau. C'est même le cas général.

Si, au lieu de considérer une nervure de 3e ordre, nous examinions les nervures de 1er ou de 2e ordre de cette même feuille, nous constaterions également que le parenchyme assimilateur se présente en couches concentriques autour du faisceau libéroligneux ; ce dernier est en outre muni d'une gaine endodermique scléreuse constante. Cette gaine se trouve même renfermée à l'intérieur d'une autre gaine qui enveloppe partiellement le liber (fig. 16) et non totalement, comme nous l'avions constaté dernièrement pour le *Phragmites communis*. Les éléments de cette gaine libérienne se distinguent aisément par leur forme et leur épaisseur de ceux du véritable endoderme.

De plus, la rupture de la gaine sus-endodermique, aux deux pôles du faisceau, par le tissu de soutien, est ici très visible (fig. 16). On remarque aussi que les fibres hypodermiques de la face inférieure ont pris un développement considérable.

Comme nous l'avons dit, la face supérieure de la feuille du *Cynodon dactylon* porte des bandes motrices assez importantes. En les examinant en section transversale, on constate qu'elles sont constituées par deux et même parfois par trois rangées de cellules motrices, comme pour le Roseau. Mais la première rangée seule prend un développement normal.

En résumé, la structure de la feuille du *Cynodon dactylon* est caractérisée par la disposition du parenchyme vert en deux couches concentriques autour des faisceaux libéroligneux. De ces deux couronnes, la plus interne est formée d'éléments à grandes dimensions; les autres sont constituées par des cellules palissadiques très petites. La première renferme des grains chlorophylliens gros et allongés en massue; le contenu des autres possède la structure ordinaire des cellules palissadiques. — Le bois et le liber des nervures de 1er et de 2e ordre sont enveloppés dans une gaine endodermique *scléreuse*, qui fait défaut ou du moins est fort peu lignifiée dans les nervures tertiaires et quaternaires. La feuille est en outre munie de bandes motrices nombreuses et profondes.

On conçoit aisément qu'avec une organisation semblable du système foliaire, la plante puisse résister aux conditions les plus défavorables du sol et de la température.

Ce que nous venons de dire relativement à la disposition, à la structure du parenchyme qui entoure les nervures de la feuille du *Cynodon dactylon* peut s'appliquer, à quelques légères modifications près, à toutes les feuilles des Graminées qui figurent dans le tableau suivant, et qui forment le 5e groupe.

5e Groupe. **Tableau VI.**

a) Parenchyme vert disposé uniquement *autour* des faisceaux libéroligneux.
b) Cellules motrices *peu* ou *pas* développées.

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
Digitaria sanguinalis Scop.	Panicées.	⊙
— *vaginata* Sw.	—	♃
Andropogon Ischæmum L.	Andropogonées.	♃
Sorghum halepense Pers.	—	♃
— *cernuum* Wild.	—	⊙
— *vulgare* Pers.	—	⊙
Zea mays L.	Phalarid. (Maydées).	⊙
Setaria viridis P. B.	Panicées.	⊙
— *verticillata* P. B.	—	⊙
— *glauca* P. B.	—	⊙
Panicum Crus-Galli L.	—	⊙
— *miliaceum* L.	—	⊙
Saccharum Ravennæ L.	Andropogonées.	♃
Imperata cylindrica P. B.	—	♃
Chrysopogon Gryllus Trin.	—	♃
Heteropogon Allionii R. et Sch.	—	♃
Tragus racemosus Hall.	Panicées.	⊙
Diplachne serotina Link.	Festucées.	♃
Crypsis alopecuroides Schrad.	Phalaridées.	⊙
— *schœnoides* Lam.	—	⊙
Aristella bromoides Bert.	Agrostidées.	♃
Chloris ciliata (pas indigène)		
Cynodon Dactylon Pers.	Chloridées.	♃
Eragrostis megastachya Link.	Festucées.	⊙
— *pilosa* P. A.	—	⊙
Sporolobus tenacissimus P. B.	Agrostidées.	♃

Si nous considérons, en effet, une des petites nervures de la feuille du *Sorghum halepense*, nous voyons (Pl. XII, fig. 20) que la structure du faisceau libéroligneux est analogue. Seulement, ici les deux vaisseaux spiralés reposent directement sur la couronne interne. De plus, la gaine remplaçant l'endoderme des autres nervures est très peu développée et très peu lignifiée. C'est pour cette raison que certains auteurs, Schwendener particulièrement, prétendaient que les nervures de cette Graminée ne possédaient pas d'endoderme.

Dans la feuille de l'*Eragrostis pilosa*, on constate également la même composition du faisceau (Pl. XII, fig. 19). Les

éléments constitutifs du bois, du liber et du parenchyme sont identiques ; leur disposition est également la même, avec cette différence, par rapport au faisceau de la feuille précédente, que les vaisseaux ne sont pas contigus à la gaine interne. Il existe dans ces nervures un tissu intermédiaire qui n'est autre que l'endoderme avec des parois moins épaisses et moins lignifiées.

Telles sont les modifications sans importance que l'on rencontre dans l'anatomie des faisceaux de ces feuilles. Nous les avons signalées uniquement pour montrer qu'elles existent sans avoir l'intention de leur attribuer la moindre valeur histotaxique.

Il ne nous reste plus alors qu'à signaler quelques bizarreries de structure que présentent certaines feuilles de ce groupe. Ainsi, prenons la section transversale d'une portion du limbe du *Setaria glauca* (fig. 17). D'abord, les nervures ne sont pas disposées sur le même plan ; ensuite elles ne sont pas de même ordre. Les plus importantes, celles de 3ᵉ ordre, situées à la face supérieure, alternent avec celles de la face inférieure, qui sont de 4ᵉ ordre. Les unes et les autres font une légère saillie sur les deux épidermes.



Fig. 17. — *Setaria glauca.* Section transversale d'une portion du limbe.

Une autre remarque à faire sur cette feuille est relative aux bandes de cellules motrices. Elles sont plus larges que celles que nous avons rencontrées jusqu'ici ; elles occupent tout l'intervalle compris entre deux nervures de 3ᵉ ordre (fig. 17) et sont situées, par conséquent, au-dessus des nervures de 4ᵉ ordre.

Le tissu de soutien est, dans ces feuilles, réduit au minimum. C'est à peine si, en face de chacun des pôles des nervures de 1ᵉʳ et de 2ᵉ ordre, on trouve quelques fibres hypodermiques à parois épaisses accompagnées de cellules à membranes peu lignifiées pénétrant en forme de coin jusqu'au faisceau libéroligneux. La gaine scléreuse, parfois si

développée dans les nervures de 1[er] ordre, manque ici complètement.

Une autre disposition assez curieuse est celle que prend la couronne interne de cellules vertes dans les feuilles d'une Graminée encore assez rare en France (1), l'*Agrostis tenacissima* (fig. 18). La section transversale du limbe nous montre des nervures de 1[er] ordre entre lesquelles se voient des nervures de 3[e] et 4[e] ordre. Considérons une de ces dernières. Les cellules de la gaine verte entourent immédiatement le faisceau libéroligneux sans intermédiaire d'un endoderme scléreux; puis ces cellules se continuent vers la partie supérieure de manière à constituer un ensemble figurant assez bien une sorte de flacon surbaissé. La forme et les dimensions de ces éléments sont représentés, à une plus forte échelle, dans la figure 22 de la planche XII. Autour de cette enveloppe verte particulière on remarque même deux assises de cellules palissadiques très petites.

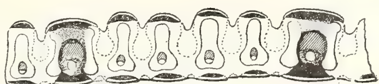


Fig. 18. — *Agrostis tenacissima* R. et Sch. — *Sporolobus tenacissimus* P. P. Section transversale d'une portion du limbe.

Le faisceau libéroligneux est aussi fort peu développé pour une nervure qui l'est au contraire beaucoup par le nombre et la dimension de ses éléments; on y distingue difficilement quelques petits vaisseaux de bois. Dans les nervures de premier ordre, au contraire, les faisceaux sont importants; ils sont enveloppés d'un endoderme scléreux normal, et le liber lui-même est entouré d'une deuxième gaine scléreuse lignifiée. Le tout est rattaché aux deux épidermes par deux bandes fibreuses très résistantes (fig. 18). Ces mêmes bandes existent d'ailleurs aux nervures de

(1) L'*Agrostis tenacissima* ou *Sporolobus tenacissimus* n'est pas porté comme venant en France; ni les Flores de Grenier et Godron, ni les Flores françaises plus modernes ne le mentionnent. C'est, en effet, une Graminée originaire de l'Amérique septentrionale; mais depuis quelques années déjà elle a été signalée dans notre région, sur les bords du Tarn, près de Buzet, où elle est fort bien acclimatée.

4e ordre, mais sont d'une importance moindre (fig. 22). On peut dire néanmoins que l'appareil de soutien, dans la feuille de l'*Agrostis tenacissima*, est considérable.

Cette feuille est encore remarquable par la structure de son tissu moteur. On voit, sur la figure schématique 18, la profondeur des bandes motrices par rapport aux autres tissus environnants. Déjà, sur les flancs de la nervure de la figure 22, nous avions constaté la présence de deux grandes cavités qui ne sont autres que des cellules motrices; mais sur la figure 9 de la planche XI, on peut se faire une idée bien plus nette de la composition anatomique d'une de ces bandes.

On voit d'abord que les cellules motrices sont situées au fond d'une sinuosité où l'on peut suivre le passage ou la transformation des cellules épidermiques en éléments moteurs. En section transversale, chacune de ces bandes paraît formée de trois cellules; les deux supérieures sont de forme et de dimensions ordinaires, mais la médiane prend des proportions relativement colossales, et représente à elle seule tout l'appareil moteur. En section longitudinale, cette cellule présente une longueur qui est au moins égale à quatre fois sa largeur.

Avant de clore cette étude, il est bon de dire un mot de la nervure médiane des feuilles de ce groupe. Le plus souvent elle est représentée par une côte saillante d'un blanc jaunâtre tranchant avec la couleur verte du limbe (*Zea Mays*, *Sorghum halepense*, *S. vulgare*, *Andropogon Ischæmum*, *Panicum miliaceum*, etc. etc.); non seulement elle est très développée, mais encore elle diffère par sa structure de celle de la plupart des feuilles des groupes précédents. Jusqu'ici, nous ne trouvions dans la nervure médiane qu'un seul faisceau libéroligneux. Actuellement, nous remarquons, au voisinage de la face inférieure, une bordure de faisceaux de 3e et de 4e ordre, pressés généralement les uns contre les autres, et plongés dans un parenchyme le plus souvent incolore. Excellents exemples de la théorie que la feuille est une

portion de tige rabattue vers l'extérieur. Car le parenchyme formant la majeure partie de la côte médiane possède absolument tous les caractères anatomiques du tissu médullaire des tiges des plantes de ce groupe.

Cette disposition des faisceaux libéroligneux dans la côte médiane n'est pas un fait nouveau que j'apporte ici. Aussi je n'ai pas cru nécessaire d'insister ni même de la représenter par une figure. Cependant, il ne faudrait pas croire qu'elle est commune à toutes les espèces d'un même genre de ce groupe (*Panicum*, *Sorghum*, etc.). Il en est de même pour le parenchyme chlorophyllien. On ne le trouve pas semblablement arrangé en couches concentriques dans toutes les espèces de *Panicum*, de *Crypsis*, de *Sorghum*, etc.

Il ressort de cette observation, que ce caractère histotaxique des feuilles est absolument sans valeur pour la détermination des genres, mais peut rendre des services pour les distinctions spécifiques.

Résumé. — On peut donc résumer de la façon suivante la structure anatomique des feuilles des Graminées renfermées dans le 5e groupe :

1° Disposition du parenchyme vert en couches concentriques autour du faisceau libéroligneux de la nervure;

2° Dimensions des éléments de la couche interne bien plus grandes que celles de la ou des enveloppes externes;

3° Nature différente du contenu chlorophyllien de ces cellules;

4° Enfin, forme de cellules palissadiques se différenciant nettement des autres éléments verts de la feuille.

Remarque sur les Graminées du 5e groupe. — Les Graminées contenues dans le tableau précédent n'offrent aucune valeur comme plantes fourragères. Une seule à peine, le *Zea Mays*, est cultivé dans certains pays du midi de la France pour être consommé en vert. A ce titre-là, il peut rendre des services signalés dans les terrains mal disposés pour être transformés en prairies naturelles. Si le sol est relativement fertile et l'été assez humide, le rendement du Maïs fourrage

est considérable. Dans les années de sécheresse extrême, il donne fort peu, mais résiste quand même aux fortes chaleurs, grâce à son organisation foliaire.

Parmi celles qui sont encore susceptibles d'applications agricoles, il faut citer les *Sorghos*. Le *Sorghum vulgare* est cultivé dans le Midi, pour la *panicule* de ses fleurs, qui est utilisée dans la fabrication des balais. Il est originaire d'Afrique, mais s'acclimate très bien dans les terres riches du Midi et du Sud-Ouest.

On doit encore mentionner le *Panicum miliaceum*, surnommé vulgairement *Mil* ou *Millet*. Ses tiges et ses feuilles ont été prisées pendant quelque temps comme *fourrage vert*; mais on lui a préféré, avec juste raison, le *Zea Mays*, qui est plus rémunérateur, mais aussi plus exigeant. On ne cultive plus alors cette Graminée que pour ses graines, ou mieux ses fruits, assez recherchés par le commerce.

On remarque également que les Graminées de ce groupe ne poussent que fort tard, alors que toutes les autres sont déjà très avancées, Elles ne sont aussi en pleine végétation que pendant l'été ou au commencement de l'automne. Ce sont les seules Graminées qui, à cette saison, mettent encore un peu de verdure aux flancs des collines desséchées par les chaleurs (*Andropogon Ischœmum*, *Digitaria sanguinalis*, *Aristella bromoides*, etc.), ou dans les guérets et les plaines exposées aux ardeurs du soleil (*Setaria viridis*, *S. glauca*, *S. verticillata*, *Eragrostis pilosa*, *Cynodon dactylon*, *Chloris ciliata*, etc.). Il n'est donc pas surprenant de constater que la structure de leurs feuilles est différente de celles qui ont terminé leur évolution avant l'été.

Si l'on recherche à quelles tribus appartiennent les Graminées de ce groupe, on trouve qu'elles sont à peu près toutes comprises dans les tribus des *Panicées*, des *Andropogonées* et des *Phalaridées* de la classification de Kunth ou de Stendel. Il n'y a d'exception que pour les *Eragrostis*, rangées dans les Festucées, l'*Agrostis tenacissima* et l'*Aristella bromoides* dans les Agrostidées. On peut donc dir
e

que la structure particulière aux feuilles que nous venons d'étudier est spéciale aux Graminées des trois tribus précitées.

D'autre part, il est intéressant de savoir que les trois genres en question ont été longtemps ballottés, par les auteurs, d'une tribu ou d'un genre à l'autre. Ainsi, l'*Agrostis tenacissima* s'appelle aussi *Sporolobus tenacissimus*, nom que je proposerai de conserver seul à cette plante, en raison de la structure particulière de ses feuilles qui ne ressemblent à aucune des feuilles des autres *Agrostis*. Le genre *Eragrostis* actuel, créé par Palisot de Beauvois, et appliqué à trois espèces françaises, a été confondu avec les genres *Poa* ou *Festuca* ou *Briza*. Il est, je crois, aujourd'hui à sa place, comme genre, mais non comme tribu, car il serait le seul de la tribu des Festucacées, avec le *Poa arundinacea*, à posséder une structure foliaire semblable à celle des Panicées, des Andropogonées, etc. Voilà aussi pourquoi le *Poa arundinacea* me paraît avoir une dénomination générique mauvaise. Enfin, l'*Aristella bromoides* de Bertoloni a remplacé avantageusement le *Stipa Aristella* de Linné.

Il est une remarque d'un autre genre, il est vrai, mais qu'il est bon, néanmoins, de placer ici. Nous avons vu plus haut que le *Sporolobus tenacissimus* ne figure pas dans les Flores françaises, et cependant nous savons qu'il existe, dans notre contrée, sur les bords du Tarn, à Buzet. De même le *Digitaria vaginata*, qui nous vient d'Amérique, est une Graminée fleurissant chez nous au mois d'août et de septembre, que l'on trouve en quantité considérable sur les bords de la Garonne, depuis quelques années déjà, alors qu'elle semblait vouloir se cantonner sur les bords du canal du Midi. Puisque ces deux espèces croissent spontanément en France, je ne vois pas pourquoi elles ne figureraient pas dans les nouvelles Flores que l'on est en train d'élaborer.

CHAPITRE III

ANATOMIE DE LA FEUILLE COMPARÉE A CELLE DE LA TIGE DES GRAMINÉES.

Les tiges des Graminées présentent-elles dans leur structure des variations anatomiques semblables à celles que nous avons rencontrées dans les feuilles, et ne pourrait-on pas les utiliser au même titre que les caractères histotaxiques qui nous ont servi à établir les cinq groupes précédents? Telle est la double question que je me suis proposé de résoudre.

La tige des Graminées offre une structure qui est en général assez uniforme; on y distingue tout d'abord deux parties assez apparentes : le *cylindre central* et l'*écorce.*

Examinons, par exemple, la tige aérienne du Blé, et, pour avoir un terme de comparaison avec les types des autres espèces, considérons la région comprise entre le nœud supérieur et la base de l'inflorescence.

I. *Cylindre central.* — Si nous pratiquons des coupes transversales dans la tige du Blé, nous constatons :

1° Une cavité centrale irrégulière entourée des restes d'une moelle constituée par des cellules assez grandes, vides généralement au moment de la floraison, et dont les parois se lignifient de très bonne heure.

2° A l'extérieur de la moelle, une couronne de faisceaux libéroligneux, alternativement de 1[er] et de 2[e] ordre, assez rapprochés les uns des autres, plongés au milieu de fibres et de cellules à calibre étroit, mais à parois fortement lignifiées. Ces faisceaux possèdent la structure normale; le bois et le liber sont enveloppés d'une gaine scléreuse constante. A l'extérieur de ces faisceaux se trouve une zone de tissu ligneux s'étendant parfois jusqu'à l'épiderme de la tige, et dont l'importance varie néanmoins avec les espèces que l'on considère. Il est à remarquer que les éléments fibreux de deux faisceaux voisins se rejoignent par leur base et

constituent ainsi une bande continue protectrice tout autour du cylindre central. En outre, comme ils s'étendent de la base au sommet du chaume, ils forment, avec les faisceaux du cylindre central, la presque totalité de la résistance nécessaire aux tiges des Graminées pour se maintenir dans la position verticale.

Comme je l'ai fait remarquer, la proportion de ce tissu de soutien est variable avec une foule de causes ; mais on peut dire que, d'une manière générale, il est plus développé dans les tiges des Graminées végétant dans les terrains arides et chauds ou sur les coteaux desséchés et exposés aux vents.

II. *Écorce.* — L'écorce comprend l'épiderme et le parenchyme cortical. L'épiderme est formé de cellules dont le mode d'union est, comme pour les feuilles, variable selon les espèces.

Le parenchyme cortical est composé uniquement d'un tissu assimilateur ressemblant assez à celui que nous avons trouvé dans les feuilles. Parfois, les éléments verts situés immédiatement sous l'épiderme affectent la forme des cellules palissadiques ordinaires. Dans ce parenchyme sont plongés des faisceaux de 2e ou le plus souvent de 3e ordre, alternant avec ceux du cylindre central ; et comme ils sont placés à la limite interne de l'écorce, ils paraissent se confondre avec les premiers et ne former qu'une seule couronne appartenant au cylindre central.

On constate ici une différence avec la tige d'un certain nombre de Monocotylédones, celle des Palmiers, par exemple. Tandis que dans les tiges de ces derniers les faisceaux sont disposés sans ordre, dans les Graminées il existe, au contraire, une régularité presque parfaite dans la place occupée par les faisceaux libéroligneux, et cette régularité se poursuit même dans la base des tiges aériennes et jusque dans les rhizomes des espèces vivaces.

Le parenchyme vert de l'écorce se trouve interrompu, dans le Blé et dans une foule d'autres espèces, par des

cloisons de tissu fibreux, disposées assez régulièrement, et correspondant à la face dorsale de chaque faisceau libéro-ligneux de 1er ordre du cylindre central. Ces cloisons s'étendent jusqu'à l'extérieur et y forment les arêtes que l'on remarque dans les tiges sillonnées, celles des *Setaria* et quelques autres. Dans certaines tiges de Graminées, les faisceaux corticaux portent également à l'extérieur des cloisons ligneuses, moins importantes il est vrai, mais qui peuvent aboutir à l'extérieur.

Comme on le voit, il existe une analogie presque parfaite entre le tissu de soutien de la tige et celui de la feuille. Nous savons en effet que, dans la feuille du Blé, chaque nervure porte aux deux pôles du faisceau des bandes ligneuses qui s'étendent jusqu'aux épidermes.

D'autre part, nous avons remarqué que les feuilles de l'ensemble des Graminées pouvaient se diviser en deux groupes principaux : le 1er, comprenant celles dont le parenchyme est pour ainsi dire uniforme et remplit tout l'espace compris entre les faisceaux; le 2e, celles dont le tissu vert est uniquement disposé autour des faisceaux. Il était assez naturel de penser que cette même distinction devait exister pour les tiges.

En effet, si nous prenons les *Panicum*, les *Setaria*, les *Eragrostis*, etc., nous trouvons que les faisceaux libéro-ligneux du parenchyme vert de l'écorce possèdent la même constitution que ceux de la feuille; c'est-à-dire qu'il existe cette même couronne de grandes cellules renfermant ces corpuscules chlorophylliens de nature et de dimensions particulières, que nous avons rencontrés dans les feuilles de ces mêmes plantes. Seulement, il est bon de dire que les dimensions des cellules vertes formant la gaine du faisceau ne sont pas aussi grandes que dans le tissu foliaire.

Les feuilles de ces Graminées, comme de la majorité du 5e groupe, possèdent une nervure médiane en général très développée (*Zea Mays*, *Sorghum halepense*, etc.). Cette dernière forme même une côte blanchâtre en saillie assez

marquée à la face inférieure. Les coupes transversales de ces feuilles nous ont montré que vers l'extérieur de ces côtes il se trouvait une bordure de faisceaux libéroligneux de même nature que les faisceaux de 3e ou 4e ordre du limbe. A l'intérieur de ces faisceaux, on en voit ordinairement un de 1er ordre bien développé, plongé dans un tissu rappelant complètement la moelle de la tige par sa constitution. On voit par là que cette côte blanchâtre peut être considérée comme une portion du cylindre central, rabattue pour former la nervure médiane de la feuille.

En résumé, l'anatomie comparée de la tige et de la feuille des Graminées montre qu'il existe une concordance parfaite entre ces deux organes. Si elle ne nous a pas apporté de fait nouveau pouvant servir à l'établissement des groupes que nous avons établis dans cette importante famille, elle a confirmé d'une façon certaine les principes qui nous ont guidé dans ce travail.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

LA GAINE VERTE DES FAISCEAUX DES FEUILLES DES GRAMINÉES.

Je me propose, dans ce chapitre, de décrire en détail ce que l'on doit entendre par *gaine verte* des faisceaux foliaires. On savait depuis longtemps qu'il existait autour des faisceaux de certaines feuilles de Graminées, celles que j'ai rangées dans le 5e groupe, une couronne de cellules vertes se distinguant des voisines par leurs dimensions et aussi par leur contenu. Mais jusqu'ici personne n'en avait donné la nature exacte.

On n'avait jamais établi non plus que les feuilles des autres Graminées, celles qui sont comprises dans les 1er, 2e, 3e et 4e groupes, possédaient également autour de leurs nervures une gaine de cellules allongées renfermant de la chlorophylle. Et cela, parce que, pour étudier l'anatomie d'une feuille, on se contente ordinairement de coupes transversales, et que, dans ce cas, la gaine peut être confondue assez facilement avec le reste du parenchyme vert.

Cependant, la présence constante de cette gaine autour de tous les faisceaux, et la forme spéciale des éléments qui la constituent, semblent lui donner une importance physiologique considérable. D'ailleurs, après avoir décrit sa structure et ses principales modifications dans l'ensemble des Graminées, j'essaierai d'expliquer son rôle dans la vie de ces plantes.

I

Dans les feuilles des Graminées des quatre premiers groupes (*Poa*, *Avena*, *Bromus*, *Triticum*, etc.), on trouve ordinairement des nervures de 1er, 2e, 3e et 4e ordre. Laissant de côté les premières, si l'on observe une nervure de 3e ou de 4e ordre, on remarque, en dehors de la gaine scléreuse du faisceau, une couronne de cellules vertes se distinguant de leurs voisines par leurs parois franchement convexes vers l'extérieur (Pl. XI, fig. 11 et 12), au lieu d'être rectilignes comme les autres.

Des coupes longitudinales passant au voisinage de l'axe de ces éléments m'ont permis de constater que ces cellules sont de quatre à cinq fois plus longues que larges (Pl. XI, fig. 13 et 14), et s'appliquent intimement contre le faisceau qu'elles enveloppent complètement. En pratiquant un grand nombre de coupes dans les nervures secondaires, on se rend en outre bien compte que les éléments de la gaine verte vont en augmentant de longueur et de diamètre de la face inférieure à la face supérieure de la feuille.

Si l'on considère ensuite une nervure de deuxième ordre, on remarque que les cellules vertes entourant la gaine scléreuse du faisceau perdent petit à petit leur coloration verte ; les cellules tournées vers la face supérieure deviennent, les premières, incolores ; puis c'est le tour de celles qui sont situées à la face inférieure, et enfin viennent celles qui sont placées sur les côtés, jusqu'au moment où cette couronne de cellules paraît tout à fait incolore. De telle sorte que, dans les nervures de premier ordre principalement, la gaine qui était verte au début de la végétation ne renferme plus de chlorophylle lorsque le faisceau est arrivé à son complet développement.

On constate d'autre part que, plus la nervure que l'on examine est d'un ordre élevé, plus la longueur des cellules de la gaine est grande. C'est ce qui explique pourquoi, en section transversale, ces cellules paraissent vides : l'épaisseur

de la coupe étant moindre que la longueur d'un de ces éléments, le contenu s'échappe très facilement. C'est aussi pour ce motif que l'existence d'une pareille gaine est restée si longtemps ignorée.

Pour se rendre compte des fonctions de cette gaine, il faut envisager ses relations avec la gaine scléreuse d'une part et le parenchyme chlorophyllien de l'autre.

La figure 14 de la planche XII nous montre que, tandis que les parois de la gaine scléreuse sont épaisses et lignifiées, celles de la gaine verte sont au contraire minces et cellulosiques. Les unes et les autres portent d'ailleurs des ponctuations aréolées assez nombreuses pour assurer la communication et faciliter le passage des liquides ou des gaz entre ces deux sortes d'éléments.

D'autre part, les parois intérieures, celles qui sont au contact du faisceau libéroligneux proprement dit, sont bien plus épaisses que les parois externes. C'est ce que montrent très nettement les figures 16, 17 et 18 de la planche XII, en section transversale, et la figure 14 en section longitudinale.

Les rapports de la gaine verte avec le reste du parenchyme chlorophyllien de la feuille sont assez faciles à saisir sur une des deux coupes longitudinales (fig. 13 et 14). On y voit en effet les cellules à chlorophylle implantées normalement sur la gaine verte, comme de véritables cellules palissadiques.

Si nous passons à l'examen du contenu des cellules de cette gaine, toujours dans les mêmes exemples précités, nous voyons que lorsque la feuille est très jeune, ou lorsqu'elle est prise sur une Graminée en herbe, dont la tige n'est pas encore formée, toutes les cellules de la gaine sont également remplies d'un contenu chlorophyllien ressemblant exactement à celui des cellules vertes voisines, et cela dans les nervures de tout ordre. Avec l'âge, à mesure que la feuille se développe, ou bien dans une feuille de la tige portant des fleurs ou des

fruits, la substance verte disparaît en partie dans les plus petites nervures et complètement dans les nervures de 1er ordre.

En suivant la marche de la disparition de la chlorophylle dans la gaine, on s'aperçoit que le contenu des cellules devient de moins en moins dense ; à un moment donné, la substance chlorophyllienne n'est représentée que par une traînée protoplasmique ne renfermant que quelques chloroleucites. Puis la couleur verte disparaît complètement, ne laissant à la place que du protoplasma incolore. Enfin, dans les nervures principales, le protoplasma lui-même a totalement disparu.

Tels sont les caractères anatomiques que possède la gaine verte dans les nervures des feuilles des Graminées appartenant plus particulièrement aux deux premiers groupes, c'est-à-dire aux feuilles dont les deux faces portent un égal nombre de stomates régulièrement placés. Dans ce cas, la gaine verte est complète, elle entoure les jeunes faisceaux en entier ; elle ne devient incomplète à l'un ou même aux deux pôles du faisceau que dans les nervures principales. Nous rencontrons une pareille organisation dans la plupart de nos Graminées annuelles dont le système foliaire est très développé.

Nous allons voir maintenant quelles sont les principales modifications que présente cette gaine dans les Graminées dont les feuilles sont dépourvues de stomates à la face inférieure.

II

Reprenons une feuille du *Deschampsia flexuosa* étudié plus haut. Nous avons vu que l'épiderme inférieur est doublé d'une bande de fibres longues et étroites, à parois fortement épaissies, qui ne laissent pas de place aux stomates sur cette face. Mais, en revanche, nous savons que ces organes sont très nombreux à la face supérieure. De plus, la figure schématique de la page 266 nous montre que les nervures sont

rares et plongées dans un parenchyme chlorophyllien très épais.

La gaine scléreuse entoure tous les faisceaux comme à l'ordinaire, mais la gaine verte n'existe qu'au pôle supérieur (Pl. XII, fig. 16) : elle n'enveloppe que la moitié du faisceau, celle qui est constituée par les éléments conducteurs du bois. Cette disposition de la gaine est très apparente dans cet exemple, parce qu'elle contraste avec les tissus voisins par la forme et les dimensions de ses éléments.

Le contenu de cette gaine perd de bonne heure sa coloration verte ; on ne trouve cette dernière que dans les feuilles très jeunes. Les parois des cellules de cette enveloppe deviennent aussi rapidement plus épaisses que les autres, et même se lignifient légèrement dans le *Deschampsia flexuosa*. Cette lignification est poussée plus loin et est totale dans les cellules de la gaine de certaines feuilles appartenant à ce groupe (*Spartina stricta*, *Psamma arenaria*, etc.).

Au lieu d'examiner une feuille aciculaire, prenons une feuille ordinaire à limbe plan, dépourvue de stomates à la face inférieure, celle de l'*Ampelodesmos tenax* par exemple. Un faisceau de cette feuille est représenté par la figure 17 de la planche XII. Nous voyons ici que la gaine verte est de dimensions plus grandes que précédemment ; elle recouvre le pôle supérieur d'une sorte de fer à cheval dont les deux branches rejoignent la bande de tissu mécanique qui se trouve à la partie inférieure de ce faisceau.

Si l'on passait en revue un certain nombre de feuilles de ce groupe, telles que les *Festuca duriuscula*, *Calamagrostis epigeios* et autres, on trouverait tous les intermédiaires entre le cas de la gaine du *Deschampsia flexuosa* et celui des feuilles planes en général. On verrait également que, dans ces feuilles, les cellules de la gaine sont dépourvues de chloroleucites.

Cette disposition particulière de la gaine verte autour du faisceau indique nettement qu'elle est en rapport plus étroit

avec la face supérieure qu'avec la face inférieure de la feuille. Or la face supérieure est chargée seule des fonctions de transpiration, puisqu'elle porte seule les stomates. Et comme cette gaine est dépourvue de chlorophylle pendant la deuxième période de la végétation de la plante, elle ne peut servir qu'à la conduction de l'eau. Il est donc à peu près certain que cette gaine doit emmagasiner l'eau nécessaire à la transpiration, selon l'état hygrométrique de l'air, et maintenir la vitalité des tissus dans le cas d'extrême sécheresse. Cette explication résulte évidemment de la position de cette gaine dont les éléments sont plus développés vers l'extérieur, c'est-à-dire vers la face où la transpiration est le plus active.

C'est dans les Graminées aquatiques ou des lieux humides que la gaine verte des faisceaux foliaires atteint son plus grand développement. Si nous considérons la feuille d'une des plantes renfermées dans le tableau V, et en particulier celle du *Phragmites communis*, dont un des faisceaux est représenté dans la figure 23 de la planche XIII, on est frappé tout de suite par les grandes dimensions de la gaine qui l'enveloppe. Dès le début de la formation des feuilles, les cellules de cette gaine ont déjà perdu leur chlorophylle et ne renferment que du protoplasma incolore. Bientôt après, elles ne contiennent plus que de l'eau, de sorte que, dans cette plante, on peut dire que cette gaine joue presque exclusivement le rôle de réservoir aquifère. Mais en même temps les parois de ses éléments se lignifient légèrement pour empêcher l'affaissement qui ne manquerait pas de se produire, surtout dans les feuilles comme celles du *Glyceria fluitans*, dont le limbe est pourvu de vastes lacunes.

III

Il existe enfin un groupe de Graminées dans lesquelles la gaine foliaire ne ressemble pas du tout à celles des feuilles précédentes. Non seulement elle est en général plus déve-

loppée, mais encore elle diffère par le contenu de ses éléments, comme nous l'avons indiqué plus haut, en décrivant la structure des feuilles du 5e groupe.

Il suffit en effet d'examiner les premières figures de la planche XIII pour se convaincre de la forme et des dimensions des cellules de cette gaine. Et si l'on regarde les figures 24, 25, 26, 27, on voit tout de suite que leur contenu ne se rencontre pas habituellement dans les cellules d'un parenchyme chlorophyllien ordinaire.

Considérons les nervures secondaires de l'*Eragrostis pilosa* (Pl. XII, fig. 19) ou du *Sorghum halepense* (Pl. XII, fig. 20), nous verrons que la gaine est ici complète, et qu'elle confine à l'extérieur à des cellules palissadiques toutes différentes par la forme et les dimensions.

Dans les nervures de 2e ou de 1er ordre, cette gaine se trouve interrompue à l'un des pôles ou même aux deux pôles du faisceau, par les bandes de soutien qui s'enfoncent parfois jusqu'au contact des éléments du bois ou du liber.

Quant au contenu de cette gaine, il contraste, par sa coloration vert bleuâtre avec celui des cellules voisines, qui est plutôt d'un vert jaunâtre. De plus, examiné de près, il se présente formé de granules chlorophylliens ayant l'aspect de massues, plus ou moins pressées les unes contre les autres selon les cas, et implantées par l'extrémité la plus fine contre la paroi interne, comme le représentent les figures 24, 25, 26 et 27. Je ne veux pas entrer ici dans de plus longs détails sur la composition de ces corps chlorophylliens ; je me propose de donner plus tard leur nature chimique.

Contrairement à ce qui se passe pour les autres Graminées, la gaine verte conserve, dans les feuilles dont nous nous occupons ici, sa coloration verte pendant très longtemps dans les nervures principales, et ne la perd jamais dans les secondaires. A mesure que la plante avance en âge, les chloroleucites deviennent de plus en plus petits, mais conservent néanmoins des dimensions supérieures à la normale vers la fin de la végétation.

Les membranes des cellules formant la gaine verte restent en cellulose dans les nervures de 3e et de 4e ordre. Ce n'est que dans les faisceaux principaux que la gaine se lignifie parfois assez sensiblement. Ce serait le moment de faire la distinction imaginée par Schwendener (1) entre les faisceaux foliaires qui possèdent une gaine scléreuse bien développée, et ceux qui en paraissent dépourvus. On remarque en effet, dans les faisceaux de certaines feuilles privées de cette enveloppe protectrice, que la gaine verte possède des parois plus épaisses et plus fortement lignifiées que dans celles qui ont une constitution normale. Ce qui laisserait supposer qu'au besoin cet organe jouerait à la fois le rôle de tissu assimilateur et de tissu protecteur, ce que d'ailleurs nous savions déjà et que nous avons constaté plus haut à propos des gaines des feuilles des quatre autres groupes.

En résumé, il existe toujours, autour des faisceaux libéroligneux des feuilles, et en dehors de l'endoderme, une gaine verte qui se présente sous deux aspects différents :

1° Dans les Graminées comprises dans les quatre premiers groupes précédemment établis, la gaine verte entoure complètement les jeunes nervures et conserve son contenu chlorophyllien pendant toute la végétation de la plante (Pl. XI et XII, fig. 11 et 15). Dans les nervures plus fortes, la gaine perd la coloration verte, d'abord dans la partie tournée vers la face supérieure, puis à la face inférieure, et ne garde de chlorophylle que sur les côtés. Elle peut même la perdre complètement ; dans ce cas, les parois des éléments qui la forment se lignifient fortement aux deux pôles, et se confondent avec les bandes de fibres qui accompagnent le plus souvent ces sortes de nervures (Pl. XII, fig. 12).

Quelquefois même, dans les feuilles aciculaires des Graminées des pays secs, et en général dans celles qui sont

(1) Schwendener, *loc. cit*, p. 254.

dépourvues de stomates à la face inférieure, la gaine verte est incomplète, et lignifie rapidement et assez fortement les parois de ses éléments (Pl. XII, fig. 16 et 17).

Enfin, dans le cas des Graminées aquatiques, la gaine complète et formée d'éléments de très grandes dimensions ne se lignifie qu'assez tard (Pl. XIII, fig. 23). Cette gaine ne paraît renfermer que de l'eau pendant presque toute la vie de la feuille.

2° En deuxième lieu, dans les feuilles des Panicées et des Andropogonées principalement, la gaine verte est plus apparente, et conserve durant toute la vie de la plante la fonction assimilatrice. Le rôle de soutien n'est ici qu'accidentel et ne paraît d'ailleurs évident que dans les nervures de 1er ordre.

On voit donc que cette gaine qui n'enveloppe que les faisceaux libéroligneux situés dans le parenchyme assimilateur, à l'exclusion de tous les autres, remplit un rôle considérable dans la nutrition de la plante, au moment surtout de son développement. Plus tard, cette gaine, perdant sa chlorophylle, sert à conduire ou à conserver l'eau nécessaire aux multiples fonctions de la feuille ; enfin elle peut, dans certains cas, remplacer le tissu de soutien qui fait défaut dans quelques espèces. Tel est le triple rôle que j'ai cru reconnaître à cette deuxième gaine des faisceaux foliaires des Graminées.

CHAPITRE II

LES CELLULES MOTRICES DES FEUILLES DES GRAMINÉES.

Si l'on observe les feuilles des Graminées en général, on remarque que les unes restent planes durant toute leur vie, et que les autres prennent la forme d'aiguilles en s'enroulant de diverses façons. C'est ce dont on peut fort bien se rendre compte, à la fin de l'été, dans les friches ou les pâturages

pauvres, ou bien encore dans des terrains abandonnés par les eaux.

Mais ce n'est pas uniquement à cette époque de l'année que l'on peut constater le phénomène : pendant la végétation, il arrive souvent que les feuilles d'une certaine espèce s'enroulent et deviennent aciculaires pour reprendre quelque temps après leur forme primitive, et ainsi de suite. L'état de l'atmosphère et celui du sol produisent ces divers changements dans l'aspect d'une même feuille.

On peut même provoquer ces variations en prenant les feuilles planes de certains *Festuca*; et tout le monde sait d'ailleurs que lorsqu'on fauche les prairies, surtout à la fin de l'été ou pendant l'automne, la plupart des feuilles des Graminées s'enroulent et prennent la forme d'aiguilles.

Il existe donc des Graminées dont les feuilles conservent un limbe à peu près plan durant toute leur vie, et d'autres qui changent de forme selon les conditions atmosphériques ou terrestres. Les premières appartiennent au 1er groupe établi plus haut; elles ont une structure des plus simples et des faces sensiblement parallèles. Telles sont les : *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Bromus sterilis*, *Br. mollis*, *Cynosurus echinatus*, etc., etc. Les deuxièmes, au contraire, se rencontrent dans les quatre autres groupes. Leurs feuilles possèdent un limbe dont la face supérieure est, dans bien des cas, fortement ondulée. Le changement de forme qu'elles peuvent revêtir est dû à la structure et aux propriétés d'un tissu particulier que j'ai désigné sous le nom de *tissu moteur*. De la position et de l'importance de ce tissu dépendent les formes diverses des feuilles, que nous allons, en effet, étudier successivement pour nous rendre compte du mécanisme des mouvements opérés par les feuilles des Graminées. Si, à cette étude, nous ajoutons celle du développement et du rôle de cet appareil moteur dans la vie de la plante, nous en aurons fait l'histoire complète.

Duval Jouve est le premier botaniste, en France, qui parle des *cellules bulliformes*, comme il les appelle dans son

Mémoire sur les *Agropyrum* de l'Hérault, en 1870, p. 320, et dans son travail sur les Graminées en général (1). Il a entrevu leur rôle ou plutôt leur mécanisme ; mais il laisse à d'autres le soin d'étudier leur structure et leur développement. Cependant, il est allé un peu trop loin, à mon avis, en leur attribuant une influence prépondérante dans le mode de vernation de la feuille en bouton, lorsque ces cellules n'existent pas encore ou sont à peine sensibles.

Pour nous, le seul effet évident de ce tissu, c'est de provoquer le mouvement du limbe ou d'une partie du limbe ; voilà pourquoi nous l'appelons *moteur*. Nous allons successivement passer en revue la distribution de ce *tissu moteur* dans les feuilles des Graminées, sa structure, son développement et la nature du mouvement qu'il provoque et son rôle dans la vie de la plante.

I. *Distribution du tissu moteur dans les feuilles.* — Le tissu moteur se trouve uniquement à la face supérieure du limbe ; les cellules qui le forment sont groupées en bandes sensiblement parallèles à la nervure médiane. Quant à leur position relativement aux autres tissus foliaires, on peut en distinguer deux principales :

1° Elles sont situées entre deux nervures consécutives, et en général sur toute la longueur de la moitié du limbe (fig. 5, p. 256), ou bien sur la portion du limbe avoisinant la nervure principale (fig. 9, p. 267).

2° Elles ne forment qu'une bande de cellules motrices de part et d'autre de la nervure médiane (fig. 10, p. 269).

Les deux cas précédents peuvent se rencontrer sur un limbe à faces parallèles ou bien sur un limbe possédant des sinuosités profondes. Voyons l'effet produit dans chaque cas particulier. Nous admettons, sauf à l'expliquer plus tard, que chaque bande fait l'office d'une charnière autour de laquelle le limbe peut tourner de 0 à 180 degrés.

Premier cas. — Si nous considérons les figures 4, 5, 6,

(1) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 316.

qui représentent des sections transversales de feuilles possédant des bandes de cellules motrices sur toute la largeur du limbe, les charnières, agissant chacune pour leur propre compte, auront pour effet ou bien d'éloigner ou de rapprocher les deux moitiés de la feuille. Et si le mouvement s'effectue en premier lieu sur les bords, l'effet produit sera, d'une part, l'enroulement, d'autre part le déroulement de chaque moitié du limbe. La conséquence, au point de vue physiologique, est facile à tirer : dans le premier cas, c'est la face inférieure qui est seule exposée aux agents atmosphériques ; dans le deuxième, ce sont les deux faces qui sont soumises aux mêmes conditions.

Deuxième cas. — Si nous examinons la feuille du *Festuca capillata* (fig. 10), nous voyons qu'il n'existe que deux bandes de cellules motrices situées de part et d'autre de la nervure médiane, au fond d'une sinuosité assez prononcée. L'aspect seul de la figure montre que l'effet de ces deux charnières sera le rapprochement ou l'éloignement des deux faces supérieures de cette feuille. Si la turgescence des cellules motrices est minima, les deux faces seront appliquées fortement l'une contre l'autre ; et si nous remarquons qu'une moitié du limbe est un peu plus grande que l'autre et que ses bords sont légèrement recourbés vers le haut, nous comprendrons que la *fermeture* de la feuille sera complète et que la transpiration sera à peu près nulle pour la face supérieure. Si, au contraire, la turgescence augmente, l'écartement se produira d'autant plus qu'elle sera plus grande d'abord, et que les cellules seront ensuite plus nombreuses. Or, ici ces cellules sont peu profondes et seulement au nombre de trois en section. Il s'ensuit que l'amplitude du mouvement est très faible et qu'alors la feuille, ne s'étalant jamais complètement, est dite *aciculaire*. Il en est de même pour toutes celles de cette catégorie, qui sont assez répandues, comme nous aurons l'occasion de le constater un peu plus loin.

Si nous passons à une autre Fétuque plus commune que la précédente, le *Festuca duriuscula*, nous voyons que les

feuilles sont tantôt étalées, tantôt enroulées. A l'inspection de la figure 9, nous comprenons tout de suite pourquoi l'écartement peut être plus grand et la feuille presque plane : parce que, à l'effet produit par les cellules motrices voisines de la nervure médiane s'ajoute celui qui provient des deux autres bandes latérales situées un peu plus loin.

Les feuilles de *Festuca duriuscula* et de *Festuca capillata* possèdent les bandes motrices au fond d'une sinuosité, et nous avons constaté que l'amplitude du mouvement est relativement restreinte. Au contraire, si les deux bandes motrices sont au niveau de la face supérieure ou la dépassent, comme c'est le cas dans les *Sesleria argentea* et *cœrulea*, elles produiront un écartement plus grand et pourront rendre la feuille tout à fait plane. Les cellules motrices de ces deux feuilles sont représentées en section transversale dans la figure 7 de la planche XI. Leur nombre est d'abord plus grand, ensuite leurs dimensions, surtout en profondeur, sont plus marquées : par conséquent, l'effet produit devra être plus grand, surtout si la turgescence peut se produire librement à l'extérieur.

Quelles que soient les positions occupées par les bandes motrices sur le limbe de la feuille, nous avons vu que les unes sont situées au fond de sinuosités, et les autres au niveau général du limbe. Nous savons aussi qu'elles produisent des effets analogues. Mais on peut déjà faire cette remarque que les premières sont bien moins développées que les secondes. La raison est facile à comprendre.

En effet, dans les feuilles du *Deschampsia cœspitosa* (fig. 8, p. 266), du *Psamma arenaria*, du *Lolium perenne* (fig. 6, p. 256), de l'*Agrostis canina*, etc., etc., la profondeur des sinuosités varie des quatre cinquièmes à la moitié ou au tiers de l'épaisseur totale du limbe. L'effort pour replier la feuille est peu considérable en raison de la faible épaisseur du tissu foliaire en face de chaque sinuosité. D'où l'inutilité d'un tissu moteur important en cet endroit.

Si, au contraire, on considère les feuilles du *Cynodon*

dactylon (fig. 16, p. 289), du *Phragmites communis* (fig. 13, p. 278), du *Sporolobus tenacissimus* (fig. 18, p. 297), dont les faces sont sensiblement parallèles et l'épaisseur assez considérable, on concevra qu'il est nécessaire d'une force plus grande que précédemment pour replier la feuille ou tout au moins en rapprocher les nervures. C'est aussi pourquoi les cellules motrices sont plus développées et les bandes plus profondes. Parfois même, quand l'épaisseur de la feuille est trop considérable, les cellules motrices sont étagées sur deux rangs (fig. 10, Pl. XI), comme on peut le constater dans le limbe de l'*Arundo Donax*.

II. *Structure des bandes motrices.* — Prenons une feuille de *Gaudinia fragilis* dont les bandes peuvent être considérées comme possédant une structure normale. Des coupes transversales pratiquées vers le milieu du limbe entièrement développé nous montrent (fig. 5, Pl. XI) au fond d'une cavité trois cellules plus grandes que leurs voisines, et d'un aspeet tout autre. Elles sont contiguës d'une part aux cellules épidermiques (*ép. s.*), et de l'autre au parenchyme vert proprement dit, sur lequel elles semblent reposer. Chacune d'elles a la forme d'un *coin* dont la partie amincie serait tournée vers la face supérieure. Ce sont les cellules motrices.

Les membranes qui forment ces éléments sont très minces relativement à celles de l'épiderme. Leur épaisseur va en augmentant néanmoins de la base renflée à la partie amincie du coin. La figure 5 représente ces trois cellules à leur maximum de turgescence ; mais il est rare de les rencontrer en cet état sur une section transversale ; on les trouve le plus souvent avec des parois plus ou moins froissées ou ondulées, donnant l'apparence de cellules se pénétrant en partie les unes les autres,

Quant à la nature des membranes, on peut affirmer qu'elle est cellulosique ; les réactifs colorants ordinaires de cette substance, et en particulier l'hématoxyline alunée, indiquent cependant une cellulose se rapprochant de celle

qui constitue le collenchyme dans les plantes : la réfringence particulière à ce dernier tissu vient corroborer l'indication des réactifs. Ce n'est que vers la partie extérieure de ces cellules que les membranes plus épaisses, comme nous l'avons dit, semblent se rapprocher, par leur composition, de celles des cellules épidermiques voisines. Mais elles ne portent jamais cet épais revêtement de cutine que l'on trouve toujours sur ces dernières. C'est à peine si la fuchsine ammoniacale, réactif habituel de cette substance, donne à cette partie des cellules motrices une légère coloration rosée.

Mais en revanche, on remarque, en cet endroit, une couche assez importante de cire qui, tout en protégeant les membranes, ne leur enlève rien de leur élasticité, comme le fait la cutinisation. D'autre part, cette couche cireuse a l'avantage d'empêcher l'évaporation d'une manière plus complète.

Vues de face, ces cellules motrices paraissent plus allongées dans le sens de la feuille qu'en largeur. Néanmoins, elles le sont moins que les cellules épidermiques voisines, et sont plus bombées.

Si on cherche à se rendre compte du *contenu* de ces cellules dans une feuille développée, on constate d'abord qu'il est fluide, privé de substance solide à l'intérieur des membranes. Le protoplasma et le noyau que l'on aperçoit dans ces cellules en formation disparaissent de très bonne heure, comme nous aurons l'occasion de le voir un peu plus tard. Telle est donc la structure normale d'une bande motrice dans sa plus grande simplicité. On comprend que les cellules qui forment ces tissus soient essentiellement propres à provoquer les mouvements dont nous avons parlé plus haut. En effet, la turgescence de ces éléments peut se produire assez rapidement, en raison de la finesse des parois qui peuvent être facilement traversées par les sucs cellulaires, comme aussi l'échappement de ce même liquide vers l'intérieur du parenchyme foliaire. Dans le premier cas, le limbe s'étale, tandis qu'il se replie ou s'enroule dans le second.

Ces mouvements alternatifs du limbe des feuilles des Graminées peuvent être remarqués assez facilement dans la nature. Il suffit d'observer pendant les chaleurs de l'été les feuilles des *Festuca duriuscula* ou du *Festuca pratensis*. Le matin, après la rosée de la nuit, on trouve les feuilles de ces plantes presque complètement étalées; vers le milieu de la journée, elles sont repliées, surtout si les plantes sont exposées au soleil.

Mais on peut aussi provoquer artificiellement ces mêmes mouvements, comme j'ai eu l'occasion de le faire sur un grand nombre de Graminées pour avoir une idée de la rapidité avec laquelle ils se produisaient selon les espèces. Pour cela, on détache une feuille de la tige qui la porte, et on la place dans un milieu humide ou dans un endroit sec. Dans ces expériences, j'ai constaté les deux lois suivantes : 1° Le temps nécessaire à une feuille pour passer de l'état d'enroulement, après dessiccation partielle, à celui de feuille étalée, est plus grand que pour le mouvement inverse ; 2° sur une feuille coupée, ces mouvements se produisent lentement, et ne peuvent être répétés plus de deux fois, en général. Ces expériences nous prouvent que le mouvement dans les feuilles des Graminées n'est pas simplement mécanique comme pour certains autres organes végétaux : l'assise mécanique des sporanges des Fougères et les élatères des Équisétacées ; ici, il est en rapport avec le protoplasma vivant des cellules de la feuille, dont l'activité et les propriétés varient avec le milieu. Ce n'est donc pas seulement la rentrée et la sortie de l'eau qui augmentent ou diminuent la turgescence de ces cellules motrices. Ceci n'a rien d'étonnant et est absolument conforme à la plupart des autres mouvements observés chez les plantes, tels que le sommeil ou l'état de veille des feuilles des Légumineuses.

Maintenant que nous savons comment les bandes motrices peuvent effectuer le mouvement du limbe, il est facile de voir de quoi dépend l'*ampleur* de ce mouvement.

Pour un même nombre de cellules motrices, l'ampleur du mouvement est en rapport évidemment avec les dimensions de ces cellules. Plus une cellule motrice sera large et profonde, plus les parois s'éloigneront par la turgescence et plus l'écartement du limbe sera grand.

Si le nombre de cellules augmente dans chaque bande motrice, le mouvement pourra avoir plus d'étendue ; car, les effets de chaque élément s'ajoutant entre eux, le résultat définitif est plus considérable. C'est ce que l'on peut constater dans les feuilles du *Sesleria cœrulea*, qui ne possèdent qu'une bande motrice de chaque côté de la nervure médiane, et en général dans celles qui sont dans le même cas, et qui sont comprises dans le tableau suivant :

Tableau VII.

NOMS.	TRIBUS.	DURÉE.
1° *Cellules motrices situées* uniquement *de chaque côté de la nervure médiane.*		
Poa compressa L.	Festucées.	♃
— *nemoralis* L.	—	♃
— *alpina* L.	—	♃
Catabrosa aquatica P. B.	—	♃
Sesleria cœrulea Ard.	—	♃
— *argentea* Sav.	—	♃
Festuca capillata Lam.	—	♃
Dactylis glomerata L. (1)	—	♃
2° *Bande motrice principale située de chaque côté de la nervure médiane et* une *ou* deux *bandes moins importantes portées par le reste du limbe.*		
Danthonia decumbens D. C.	Avenées.	♃
Poa distichophylla Gaud.	Festucées.	♃
Avena pratensis L.	Avenées.	♃
— *bromoides* Gouan.	—	♃
Festuca ovina L.	Festucées.	♃
Melica nutans L.	—	♃
Sclerochloa dura P. B.	—	⊙

(1) Les deux bandes motrices situées de part et d'autre de la nervure médiane sont confondues en une seule placée immédiatement au-dessus.

Nous avons déjà expliqué pourquoi les dimensions des cellules motrices sont, en général, en rapport inverse avec la profondeur de la sinuosité portant la bande motrice. Mais il est une autre cause qui peut faire varier leurs dimensions, c'est le nombre de bandes motrices réparties à la surface du limbe : moins, en effet, elles sont rapprochées, plus les éléments moteurs devront être développés pour produire le même effet. Considérons deux feuilles ayant la même constitution dans les bandes motrices, c'est-à-dire trois cellules sur un seul plan, mais dont les sinuosités soient différentes comme nombre, celle de l'*Agrostis canina*, et celle du *Gaudinia fragilis*. Dans l'*Agrostis canina* (fig. 4, Pl. XI), les cellules motrices ont des dimensions plus grandes que dans le *Gaudinia fragilis* (fig. 5, Pl. XI). Les sinuosités sont cependant d'égale profondeur, mais elles sont plus rapprochées dans le *Gaudinia fragilis* que dans l'*Agrostis canina*.

Il est aussi à remarquer que des trois cellules constituant la bande motrice en section, c'est toujours la cellule médiane qui est la plus développée. Les deux cellules latérales le sont quelquefois beaucoup moins (fig. 4 et 8, Pl. XI). Quand le nombre des cellules motrices augmente, la différence dans les dimensions n'est pas aussi sensible. Nous verrons, en effet, que si le nombre trois est le plus général dans la constitution des bandes motrices, il peut être de 4, de 5, de 6 et de 7, mais le plus souvent d'un nombre impair : c'est ce que nous apprendrons en étudiant le développement de ce tissu.

III. *Développement du tissu moteur des feuilles des Graminées.* — Pour bien suivre la formation des cellules motrices, prenons d'abord comme exemple les feuilles de plus en plus jeunes d'une plante dans laquelle les bandes motrices soient très développées à l'état adulte : la feuille du *Cynodon dactylon*, qui possède même deux rangées de cellules motrices superposées, comme d'ailleurs la feuille de l'*Arundo Donax* (Pl. XI, fig. 10), et pratiquons des coupes transversales sur les feuilles les plus jeunes, celles qui constituent le bourgeon renfermé encore dans la gaine foliaire.

L'examen de ces coupes nous montre que, même à cet état de faible développement de la feuille, les bandes motrices sont indiquées et contrastent déjà avec le tissu voisin par une apparence plus claire due à un contenu moins dense. On constate ainsi que les éléments qui forment ces parties brillantes ont des dimensions plus grandes. Mais il est facile de voir que ce sont des cellules épidermiques, car le contenu en est le même et les membranes se ressemblent à ce moment-là, tandis que les cellules du tissu sous-jacent sont bourrées d'amidon et de chloroleucites.

A partir de ce stade du développement, on remarque, sur des coupes de feuilles plus âgées, que ces cellules épidermiques deviennent de plus en plus grandes pendant que leur contenu s'éclaircit, et que les membranes s'amincissent jusqu'à prendre les dimensions que nous avons constatées à l'état adulte.

Dans le cas particulier de la bande motrice de la feuille du *Cynodon dactylon* et de celles qui possèdent deux rangées d'éléments moteurs, l'étage inférieur n'existe pas au début de la formation. Ce n'est que plus tard qu'il apparaît, provenant, par cloisonnement, des éléments de l'étage supérieur.

Ainsi donc, lorsque la feuille est encore dans le bourgeon, les bandes motrices sont déjà différenciées. Le nombre des éléments moteurs que présente la section transversale reste le même pendant la durée de la feuille ; ce ne sont que les dimensions qui augmentent.

Nous venons de voir que le tissu moteur était de nature épidermique. Il est encore plus facile de constater cette origine sur des feuilles dont les bandes motrices sont moins développées que celles du *Cynodon dactylon*, et qui doivent être considérées comme formant la transition entre celles qui en sont totalement dépourvues et les dernières.

Si nous considérons les feuilles des Graminées du premier groupe, telles que le *Mibora minima*, le *Cynosurus echinatus*,

la plupart des *Bromus*, etc., etc., nous remarquons que les cellules épidermiques de la face supérieure sont sensiblement égales. Cependant, en les examinant de très près, les cellules épidermiques comprises entre deux nervures sont un peu plus profondes que les autres. De cette légère différence dans les dimensions des cellules épidermiques, on passe insensiblement à d'autres plus prononcées que l'on peut voir dans les Graminées qui figurent en tête du tableau II, et en particulier dans l'*Arrhenatherum elatius* (fig. 1 et 2, Pl. XI).

Dans la figure 1, les cellules épidermiques médianes conservent encore, sauf les dimensions, les caractères de leurs voisines. C'est à peine si l'on constate un amincissement dans les membranes latérales et inférieures. L'épaisseur de la cuticule qui revêt les membranes extérieures est partout la même.

Si nous examinons la figure 2, nous voyons que la différenciation est plus marquée. A part les parois supérieures cutinisées, les cellules médianes possèdent l'aspect qu'elles auront dans des feuilles où le tissu moteur est plus développé.

Ces deux figures sont significatives ; elles sont tirées de la même plante, mais de deux feuilles différentes : la première appartient à une feuille de la base, la deuxième à une du sommet de la tige. En outre, nous remarquons dans la figure 1 que le nombre de cellules épidermiques comprises entre deux stomates est de *neuf*, tandis que dans le second il n'est que de *sept*. Si nous examinons la figure 3, tirée de la feuille d'*Anthoxanthum odoratum*, ce nombre n'est plus que de six ; il tombe à cinq dans le *Phalaris nodosa*, etc., etc. Or, à mesure que ce nombre décroît, la profondeur des cellules motrices augmente, et c'est toujours la cellule ou les cellules médianes qui l'emportent par leurs dimensions. On constate, en même temps, que la surface s'incurve.

En passant en revue les diverses Graminées, on voit que dans les feuilles à surface plane les nervures sont relative-

ment écartées les unes des autres; les cellules motrices sont peu développées en profondeur et plus nombreuses que lorsque la feuille porte des sinuosités: dans ce dernier cas, les cellules motrices possèdent des dimensions plus grandes et sont le plus souvent réduites à trois.

IV. *Effet et rôle du tissu moteur.* — Si les bandes motrices s'étendent sur toute la longueur de la feuille, comme c'est le cas général, et que ces bandes existent sur toute la longueur de la feuille, l'effet portera sur toute la longueur du limbe qui s'enroulera en cornet de chaque côté de la nervure médiane; les deux moitiés s'appliqueront l'une contre l'autre de manière à figurer une feuille aciculaire (*Brachypodium pinnatum*, *Deschampsia cœspitosa*, etc.). Et, par un effet inverse, la feuille redeviendra plane.

Si les bandes motrices existent seules vers la pointe du limbe, ou sont développées seulement sur ses bords (*Lolium italicum*, etc.), l'extrémité seule de la feuille s'enroulera comme précédemment.

Et si ces mêmes bandes sont situées uniquement au voisinage de la nervure médiane (*Festuca duriuscula*, *Aira media*, etc.), les feuilles s'incurveront jusqu'au contact des bords du limbe qui, dans ce cas, ne s'enroulera jamais complètement.

Enfin, s'il n'existe qu'une bande motrice de chaque côté de la nervure médiane (*Festuca capillata*, *Poa alpina*, *Melica nutans*, *Avena bromoides*), ou au-dessus de la nervure médiane uniquement (*Dactylis glomerata*), les deux moitiés du limbe pourront se rapprocher jusqu'au contact.

Au point de vue physiologique, ces divers mouvements de la feuille ont une importance considérable. En effet, selon les besoins de la plante, les fonctions de transpiration et de chloro-vaporisation peuvent être ralentis ou activés à volonté; nous avons expliqué plus haut par quel mécanisme. C'est donc grâce à la présence de ce tissu moteur dans les feuilles que certaines Graminées peuvent résister à des tempéra-

tures excessives et végéter sur des sols desséchés ou arides qui ne conviendraient nullement à certains autres. C'est encore pour cela que l'on trouve au sommet des hautes montagnes des Graminées à feuilles aciculaires (*Festuca ovina*, *F. Eskia*) et autres, tandis qu'on n'y rencontrera pas les espèces à feuilles larges qui forment la base des prairies, des vallées ou des plaines. En outre de la faculté qu'ont les feuilles précédentes de diminuer leur surface de transpiration, il en est d'autres encore qui, ne s'enroulant que partiellement ou pas du tout, possèdent une organisation différente qui produit le même résultat. Je veux parler de ces bandes ligneuses sous-épidermiques qui sont situées à la face inférieure du limbe (*Festuca duruiscula*, *F. rubra*, *Deschampsia flexuosa*, etc.).

La présence de ces cellules motrices dans les feuilles des Graminées rend donc possible l'adaptation de certaines espèces sous des climats ou sur des terrains dans lesquels leur évolution ne pourrait se produire sans ces organes. C'est aussi pour ce motif qu'on rencontre en France la majeure partie des Graminées connues. A peine si quelques-unes sont exclusives à certains pays ou réfractaires à certaines natures du sol. Telles sont, par exemple, celles qui ont besoin pour vivre du chlorure de sodium et que l'on trouve exclusivement sur les bords de la mer, ou bien celles qui sont éminemment calcifuges ou calcicoles. Mais en consultant le tableau de ces espèces dressé par Contejean et, plus récemment, par d'autres botanistes, on reconnaît qu'elles sont peu nombreuses.

En jetant un coup d'œil d'ensemble sur les Graminées de France, on reconnaît que les unes possèdent des feuilles sans appareil moteur : ce sont des espèces qui ont terminé leur évolution avant les fortes chaleurs; les autres, au contraire, exposées à des températures excessives ou à de grandes sécheresses, sont munies de feuilles ayant un tissu moteur diversement développé selon les cas. Ces dernières possèdent les moyens de lutter, par conséquent de conserver et de

propager l'espèce, moyens qui ont fait défaut certainement à bien des espèces disparues à des époques antérieures.

Nous avons déjà vu que la présence du tissu moteur dans certaines feuilles ne pouvait être d'aucune utilité pour établir une classification générale des Graminées. Mais nous avons expliqué comment ce nouvel appareil pouvait servir à différencier certaines espèces voisines, alors même qu'on possède les organes floraux, ou tout simplement à en caractériser certaines autres quand ceux-ci font défaut.

CHAPITRE III

LES STOMATES DES FEUILLES DES GRAMINÉES.

Dans les ouvrages classiques de Botanique, on cite les feuilles des Graminées en particulier, comme exemple de feuilles possédant un égal nombre de stomates aux deux faces du limbe (*Hordeum murinum*) (1). Le fait, donné comme normal pour les feuilles de cette famille, n'est, au contraire, qu'une exception.

Les auteurs qui se sont occupés des stomates des Graminées sont rares. En 1865, A. Weiss (2) publiait un travail considérable sur les stomates en général; il parle incidemment des feuilles des Graminées, à propos du nombre de stomates contenus par millimètre carré; mais il ne cite que six exemples.

Un autre botaniste, Pfitzer (3), traitant de la structure générale des épidermes, est amené à parler des stomates des Graminées, mais seulement au point de vue anatomique.

Reprenant la question, Schwendener (4) s'est occupé de

(1) Duchartre, *Éléments de Botanique*, 3e édit., p. 163.

(2) A. Weiss, *Untersuchungen über die Zahlen-und Grossenverhältnisse der Spaltöffnungen* (*in* Jahrb. für Wissench. Botan., IV, 1865).

(3) Pfitzer, *Ueber des Spaltöffnungen der Graser* (*in* Pringsheim Jahrb., Bd VII, p. 556-8).

(4) Schwendener, *Ueber Bau und Mekanik der Spaltöffnungen* (Monatsbericht, 1881. — Id., *Ueber die Spaltöffnungen der Gramineen* (Sitzungsberichte der Akad. der Berl., 1889).

la structure des stomates des Graminées, pour nous faire connaître le mécanisme d'ouverture et de fermeture de ces organes.

Si l'on examine l'ensemble des figures schématiques représentant les sections transversales des feuilles des Graminées (p. 244 à 302), on constate que dans le 1er groupe seul les feuilles portent des stomates distribués en égal nombre et de la même façon sur les deux faces. Il renferme principalement des plantes annuelles, la plupart de nos Céréales et quelques-unes de nos Graminées fourragères.

Dans le 2e groupe, la surface supérieure du limbe devient plus grande que l'inférieure : les lignes de stomates, au nombre de *deux* entre les nervures, sont ici ordinairement au nombre de *quatre*, tandis que ce nombre de deux est resté le même à la face inférieure (fig. 4, 5, 6, etc.). Voilà donc une catégorie de Graminées, assez nombreuses en France, dont la face inférieure possède moins de stomates que la face supérieure, fait généralement contraire à ce qui se passe, tant chez les Monocotylédones que chez les Dicotylédones.

Mais dans le 3e groupe, cette anomalie atteint son maximum, car la face supérieure des feuilles des Graminées qui le composent porte seule des stomates ; la face inférieure en est totalement dépourvue.

Ainsi donc, l'on voit que, lorsque la surface de transpiration de la feuille est sensiblement la même sur les deux faces du limbe, le rapport entre le nombre de stomates de chaque face est aussi le même. Si la surface supérieure devient plus grande par suite des sinuosités qui s'y trouvent, ce rapport augmente dans des proportions variables avec la surface ; c'est le cas des feuilles du 2e groupe. Enfin, si, la surface supérieure augmentant, le nombre des stomates diminue à la face inférieure jusqu'à 0, ce rapport devient maximum ; c'est le cas des feuilles des plantes renfermées dans le 3e groupe.

Si nous nous reportons au tableau IV, page 262, contenant

les Graminées dont les feuilles ne portent que des stomates à la face supérieure, nous voyons qu'il en existe de deux sortes. Les premières possèdent des feuilles à limbe relativement plan, dans lequel il est facile de distinguer la face supérieure de la face inférieure. Les secondes sont munies de feuilles filiformes (*Festuca ovina*, *Festuca rubra*, *Festuca heterophylla*, *Deschampsia flexuosa*, etc.). Il paraît impossible, dans ce cas, de faire la distinction précédente. Cependant, les sections transversales nous montrent nettement l'existence de deux faces qu'il est facile de ranger dans le cas général. Et l'on remarque alors que c'est bien la face inférieure qui est presque uniquement exposée aux agents atmosphériques, alors que la face supérieure est cachée entre les deux moitiés du limbe replié autour de la nervure médiane. C'est sur cette face que sont distribués les stomates.

Nous avons vu précédemment qu'au point de vue anatomique ces feuilles présentaient certaines modifications en rapport avec cette distribution spéciale des stomates. Ainsi, la gaine aquifère n'entoure qu'une partie des faisceaux libéroligneux, celle qui est adossée aux éléments conducteurs du bois, et tournée par conséquent vers la face supérieure où sont situés les stomates. Ensuite, dans ces feuilles, le tissu de soutien est ordinairement plus développé que dans les autres groupes; les bandes de fibres ligneuses situées à la base de chaque nervure prennent des proportions telles qu'elles peuvent se rejoindre et constituer une sorte de revêtement sous-épidermique réduit parfois à une, deux, trois assises continues de ces éléments. Nous avons, en traitant de la structure spéciale des feuilles de ces Graminées, parlé en détail de ces modifications anatomiques au sujet desquelles nous croyons ne pas devoir insister plus longtemps.

On peut remarquer, dans le tableau IV, que presque toutes les espèces qui y figurent sont vivaces. Il n'y en a qu'une qui soit annuelle, le *Nardurus tenellus*. Si l'on considère

l'époque de fructification de ces Graminées, on voit qu'elle a lieu vers la fin de l'été dans nos climats. En rapprochant ce fait de l'habitat de ces plantes, soit au sommet des montagnes, soit au bord de la mer, soit dans les régions chaudes et brûlées par le soleil, on comprend que leur structure doive être différente de celles qui ont fructifié avant l'été et qui n'ont pas besoin d'être protégées contre une perte d'eau très intense.

Ainsi, prenons quelques exemples de ces Graminées végétant dans des régions un peu différentes : le *Festuca ovina*, le *Festuca Eskia*, le *Deschampsia cæspitosa* et le *D. flexuosa*, et voyons comment elles se comportent d'une année à l'autre. Les rhizomes de ces plantes portent, au printemps, des bourgeons qui se développent au-dessus des parties desséchées ou des débris de feuilles de l'an passé. Les tiges n'apparaissent que plus tard à fin du printemps et fructifient en été. Quelle que soit l'exposition de chacune de ces plantes, on la voit toujours porter des fleurs et des fruits aussi bien sur les sommets desséchés que dans les vallons humides.

C'est ce qui explique comment certaines montagnes de l'Ariège ou des Hautes-Pyrénées, complètement déboisées, exposées aux ardeurs du soleil sur un sol aride ou rocailleux, sont recouvertes par les gazons drus et serrés du *Festuca Eskia* principalement. Cette Graminée empêche, presque à elle seule, la dénudation complète des flancs abrupts de ces montagnes. Elle est d'ailleurs si coriace (nous savons pourquoi) que les troupeaux la respectent intégralement. Heureusement pour eux que, de loin en loin, il s'y mêle quelque autre Fétuque à feuilles aciculaires, mais moins rebelle à la dent, qui leur permet de séjourner quelque temps dans ces parages.

Opinion de Duval Jouve sur les feuilles précédentes. — Duval Jouve, dans son travail sur les feuilles des Graminées, admet que « certaines, plus nombreuses qu'on est porté à

le croire, n'ont de stomates qu'à la face supérieure (1) ». Mais il s'empresse d'ajouter que cette face devient de très bonne heure, par suite d'une demi-torsion, la face inférieure, celle qui porte toujours les stomates tournés vers le sol. Il a signalé le fait en 1871 (2), mais il avoue son impuissance à l'expliquer.

Or, il est bon de dire tout de suite que deux plantes citées par Duval Jouve, à l'appui de son affirmation, comme dépourvues de stomates à la face inférieure de leurs feuilles, le *Melica altissima* et le *Gynerium argenteum*, ne doivent pas rester dans cette catégorie. J'ai eu la curiosité, quoique ces deux Graminées n'appartiennent pas à la flore française, de vérifier le fait sur des feuilles de diverses provenances, et j'ai, au contraire, trouvé des stomates aux deux faces.

Ensuite, quant à la demi-torsion du limbe dont il parle, j'ai très sincèrement cherché à la constater dans les feuilles des deux plantes citées par Duval Jouve, et dans celles qui figurent dans la première partie du tableau IV, et j'avoue que je n'ai jamais pu l'observer.

D'ailleurs, admettrions-nous le renversement dont parle Duval Jouve pour certaines feuilles *larges*, comment expliquer l'absence de stomates à la face inférieure dans les feuilles aciculaires (*Festuca ovina*, *Festuca rubra*, *Festuca capillata*, etc., etc.)? Il est, à mon avis, bien plus simple d'admettre une règle uniforme pour expliquer le cas d'une feuille dépourvue de stomates à la face inférieure, quelle que soit d'ailleurs sa forme, qu'elle soit aciculaire, ou à limbe plan. L'absence de stomates à cette face est en rapport avec les conditions de végétation de la plante ; elle se manifeste toutes les fois que cette dernière a besoin d'échapper à une transpiration trop active qui amènerait sa dessiccation à bref délai. Et l'enroulement qui se produit dans quelques feuilles a pour effet d'augmenter cette préservation contre la dessiccation, en n'offrant à l'extérieur qu'un épiderme fortement

(1) Duval Jouve, *loc. cit.*, p. 314.
(2) Id., *Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. XVIII, p. 236.

cutinisé, et doublé parfois d'une bande d'éléments lignifiés pouvant retenir, eux aussi, une certaine quantité de liquide dans leur intérieur.

Développement des feuilles dépourvues de stomates à la face inférieure. — Si l'on étudie le développement des feuilles des Graminées du 3e groupe, sur deux exemples, le *Festuca ovina* et le *Psamma arenaria*, en pratiquant des coupes selon la méthode habituelle, on constate que, pour si jeunes qu'elles soient, leur face inférieure est toujours dépourvue de stomates.

D'autre part, comme dans ce groupe il existe des Graminées à deux sortes de feuilles, le *Festuca rubra* et le *Festuca heterophylla* possédant toutes les deux des feuilles aciculaires à la base et plus ou moins larges au sommet, j'ai voulu savoir, d'abord, sur les deux sortes de feuilles adultes, et ensuite sur les feuilles aussi jeunes que possible, si l'absence de stomates était constante à la face inférieure. De même, dans les Graminées vivaces en général, il existe des feuilles d'automne, des feuilles d'hiver, qui persistent pendant toute la saison, et des feuilles d'été. Il était bon de se demander si ces trois sortes de feuilles conservaient la même structure à toutes les époques. Après des recherches sur de nombreux exemples, j'ai toujours remarqué que les véritables caractères anatomiques était constants pour la même plante, quels que fussent l'âge et les dimensions de la feuille considérée.

Donc, l'étude du développement nous montre que les feuilles de cette catégorie de Graminées sont dépourvues, pendant toute leur existence, de stomates à la face inférieure.

CHAPITRE IV

STRUCTURE DE L'ÉPIDERME DES FEUILLES DES GRAMINÉES.

Dans le cours de mes précédentes recherches, j'ai eu l'occasion de remarquer maintes fois que les cellules épider-

miques de certaines feuilles de Graminées présentaient une forme et une structure particulières. Et c'est parce qu'elles diffèrent de celles des autres végétaux que j'ai cru devoir les décrire dans ce travail. Car je ne crois pas qu'il existe une étude détaillée de la structure de ces cellules, pas plus en France qu'à l'étranger. Je n'ai vu signalé jusqu'ici qu'un cas de cette structure, dans deux ouvrages classiques (1).

La plupart des feuilles des végétaux possèdent un épiderme supérieur et un épiderme inférieur se ressemblant, soit par la forme, soit par les dimensions de leurs éléments. On peut faire cette observation surtout sur les feuilles à tissu mou, dont l'accroissement est rapide et la durée relativement courte. Certaines Graminées sont dans ce cas : celles qui sont rangées dans le 1er et le 5e groupe, c'est-à-dire celles dont le limbe est à faces parallèles. Déjà, dans le 2e groupe, qui renferme des feuilles à face supérieure plus grande que l'inférieure, les deux épidermes sont un peu différents ; néanmoins, je les laisse de côté pour le moment.

Je veux seulement m'occuper ici d'une différence plus marquée et plus intéressante que présentent en général les épidermes des feuilles des Graminées du 3e groupe, dont le limbe est dépourvu de stomates à la face inférieure, et de quelques autres venant dans des sols arides et desséchés.

Tout le monde sait que les feuilles des Graminées et les feuilles rubanées, en général, possèdent des cellules épidermiques ayant l'aspect de rectangles plus ou moins allongés, et dont les parois sont rectilignes (Pl. XIII, fig. 29). Si l'on examine la feuille de Blé, par exemple, les cellules des deux épidermes sont à peu près semblables.

La première modification que l'on remarque consiste dans le changement de forme des cellules de l'épiderme inférieur. Les figures 28 et 29 représentent des lambeaux d'épiderme pris au même niveau d'une feuille de *Poa trivialis*. Outre que la forme des cellules est un peu différente, on constate que

(1) Tchirsch, *Angewandte Pflanzen anatomie*, p. 144. — Franck, *Lehrbüch der Botanik*, p. 133.

celles de la face supérieure sont plus allongées que celles de la face inférieure. D'ailleurs, cette dernière remarque s'applique à presque toutes les feuilles des Graminées.

Examinons maintenant la feuille de l'*Avena pratensis*: nous voyons que les cellules de l'épiderme supérieur possèdent les caractères précités ; les cellules ont des parois rectilignes comme celles de la figure 29. L'épiderme inférieur de cette feuille est constitué par des cellules d'abord plus étroites et dont les parois de raccordement avec les cellules voisines sont fortement sinuées et forment une sorte d'engrenage à dents très serrées. Examinées à un fort grossissement (Pl. XIII, fig. 32), ces cellules présentent les parties suivantes: 1° la ligne médiane de soudure qui sépare la concavité de l'une de la convexité de l'autre sinuosité ; 2° un oburrelet en saillie au-dessus du niveau de l'épiderme contournant chaque sinuosité.

Sans vouloir rechercher la composition chimique de ce bourrelet, ni affirmer, comme les auteurs précités, qu'ils sont constitués par de la *silice* ou des *silicates*, j'ai pu constater par les réactifs appropriés qu'ils étaient fortement cutinisés. Cette cutinisation est quelquefois si considérable qu'elle finit par obstruer le sinus formé par chaque dent, comme on peut le constater sur la figure 32, et, d'une façon encore plus nette, sur l'épiderme du *Psamma arenaria*, du *Stipa juncea*, etc.

On comprend qu'une disposition semblable des parois latérales de ces cellules est fort propice pour renforcer la membrane épidermique et augmenter la rigidité du limbe. Si l'on ajoute à cela une forte cutinisation des parois, on voit quelle peut être la différence de résistance entre cet épiderme et l'épiderme supérieur dont les parois restent minces.

Mais toutes les cellules à bords dentés ne présentent pas des sinuosités à contours si serrés que celles de l'*Avena pratensis* (fig. 32) ou du *Brachypodium pinnatum* (fig. 31). Il existe tous les intermédiaires entre les cellules à parois rectilignes du 1[er] groupe et ces dernières. Ainsi, dans la feuille

de l'*Avena montana*, c'est à peine si les sinuosités sont indiquées sur la face inférieure (Pl. XIII, fig. 30).

On peut faire une autre remarque à propos des feuilles dont nous nous occupons. Deux cellules épidermiques se raccordent bout à bout par l'intermédiaire d'une ou de deux cellules en forme de poil invaginé ou en saillie. Ainsi, reprenons la figure 30 : nous voyons que deux cellules consécutives sont séparées par une autre plus petite en forme de poil crochu ; d'autre part, deux autres cellules, petites, rectangulaires et non en saillie, servent à raccorder les autres éléments épidermiques.

Si nous prenons l'épiderme inférieur de la feuille du *Brachypodium pinnatum* (fig. 31), nous remarquons que c'est tantôt par une, tantôt par deux de ces cellules que les cellules épidermiques se raccordent. Ici, les éléments de raccord ont pris la forme d'un rein, et l'on peut constater que les formes de rein et de poil sont associées.

Le plus souvent, les deux petites cellules sont de même nature. Si nous reprenons la figure 32, nous pouvons suivre, d'une façon précise, la façon dont les cellules épidermiques se rejoignent. Entre leurs extrémités sont placées deux petites cellules réniformes, à convexité tournée du même côté, se soudant entre elles et aux cellules voisines en formant un bourrelet qui s'applique exactement contre le bourrelet des cellules épidermiques, avec une moindre sinuosité cette fois.

Il était indispensable, pour compléter les notions que l'on avait sur la structure de ces cellules, de pratiquer des coupes longitudinales, parallèles aux cellules épidermiques et passant par ces petits organes de raccord. Plusieurs sections opérées sur des feuilles différentes m'ont éclairé sur la nature morphologique de ces cellules intermédiaires et sur la forme exacte des cellules épidermiques.

Examinons, en effet, les deux figures 34 et 35 représentant, la première, la coupe longitudinale de l'épiderme d'une feuille d'une Graminée vivace, le *Festuca elatior*, la seconde d'une plante annuelle, le *Nardurus tenellus*. L'une

et l'autre de ces deux feuilles portent les plissements caractéristiques de ces épidermes. Nous voyons par ces coupes : 1° que les sinuosités de la membrane n'intéressent que la ligne supérieure de suture et pas du tout les parois inférieures; 2° que la petite cellule intermédiaire possède tous les caractères des cellules épidermiques qu'elle raccorde, et n'est autre qu'un poil invaginé. Ces sortes d'organes sont très communs dans les feuilles appartenant à cette catégorie de Graminées.

Les deux figures suivantes, 33 et 36, représentent des sections longitudinales passant par *deux* de ces organes. La première appartient à la feuille de l'*Avena pratensis*. Les deux cellules servant à unir les cellules épidermiques sont situées l'une au-dessus de l'autre : l'inférieure, de dimensions plus grandes, repose par sa large base sur une fibre ligneuse hypodermique ; la supérieure a la forme d'un poil réduit à sa partie basilaire. L'ensemble de ces deux organes accessoires ne dépasse pas le niveau de l'épiderme.

Dans la deuxième figure, représentant un lambeau d'épiderme inférieur du *Lasiagrostis calamagrostis*, les deux cellules de raccord sont, d'abord, un peu plus développées, et ensuite placées côte à côte. L'une possède une surface extérieure légèrement concave et peut être prise pour un poil invaginé ; l'autre, à surface convexe, a bien la forme d'un poil ordinaire très court. Le tout repose ici sur un parenchyme vert.

Ce dernier cas se rencontre surtout dans l'épiderme des feuilles coriaces aciculaires ou à limbe plan, appartenant à des Graminées venant dans les endroits arides et brûlés par le soleil ou sur des terrains rocailleux.

En résumé, nous voyons que, dans les feuilles des Graminées, on trouve des épidermes constitués de deux façons principales : dans un premier cas, la membrane épidermique est formée de cellules de dimensions égales, ayant l'aspect d'un rectangle à parois rectilignes et relativement

peu épaisses. C'est le cas des feuilles du *Triticum vulgare*, du *Bromus mollis*, du *Poa trivialis*, du *Brachypodium sylvaticum*, du *Baldingera arundinacea*, etc., etc.

Dans une seconde catégorie, l'épiderme est composé de cellules de deux sortes : les unes grandes et rectangulaires, à parois épaisses, s'articulant entre elles, non plus comme les précédentes, selon une ligne droite, mais bien par une ligne sinueuse, découpant des sortes de dents d'engrenage s'emboîtant avec celles de la cellule contiguë. Dans ce cas, les sinuosités sont d'autant plus serrées que le besoin de résistance aux agents atmosphériques et à la perte d'eau est plus grand. Les autres, petites, en forme de poil ordinaire crochu ou de poil invaginé, sont situées aux extrémités des cellules précédentes et servent à les raccorder. La jonction se fait, tantôt par un, tantôt par deux de ces organes. Sont dans ce cas : les feuilles des *Festuca duriuscula*, *ovina*, *elatior*, du *Brachypodium pinnatum*, du *Deschampsia cæspitosa*, du *Psàmma arenaria*, du *Nardus stricta*, etc., etc. La plupart de ces feuilles portent un bourrelet fortement cutinisé tout le long de la ligne de suture des cellules épidermiques ; ce bourrelet fait parfois une saillie assez prononcée au-dessus du niveau de la membrane épidermique.

CHAPITRE V

RÉSUMÉ GÉNÉRAL.

Nous nous sommes proposé, dans ce travail, de diviser les Graminées de France en un certain nombre de groupes basés sur les différences anatomiques que présentent leurs feuilles. Nous allons résumer ici, sous forme de *conclusions générales*, les principaux caractères qui nous ont permis de distinguer *cinq* catégories de feuilles correspondant à autant de divisions dans les Graminées. Nous suivrons d'ailleurs l'ordre adopté précédemment pour l'étude détaillée de la feuille.

A. — *Épiderme.*

1°. — Les membranes épidermiques ne possèdent pas la même organisation chez toutes les Graminées.

Elles sont semblables sur les deux faces du limbe dans les Graminées des 1er et 2e groupes (*Triticum vulgare*, *Holcus lanatus*, *Phalaris nodosa*, etc., etc.). Dans ce cas, les cellules qui les constituent sont disposées en files longitudinales, ont une forme de rectangle allongé dans le sens de la feuille, et les parois de séparation de deux cellules voisines sont planes.

Les cellules épidermiques peuvent se transformer en poils de formes et de dimensions variables.

L'épiderme est parcouru par des lignes de stomates de position invariable. Elles sont situées de part et d'autre de chaque nervure, aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure. Les stomates possèdent également une structure déterminée.

Enfin, dans quelques Graminées de ce 1er groupe (2e tableau) l'épiderme supérieur ne reste pas plan, et certaines cellules commencent à se différencier en tissu moteur. Il en est de même pour le 4e et le 5e groupe.

2°. — Dans les feuilles du 2e groupe, l'épiderme supérieur a pris une surface beaucoup plus grande, en raison des sinuosités qui sillonnent le limbe, et les lignes de stomates sont au moins en nombre double sur cette face (*Lolium temulentum*, *Avena montana*, *Festuca gigantea*, etc., etc.).

3°. — Dans les Graminées du 3e groupe, le pouvoir transpiratoire de la face supérieure est devenu maximum, la face inférieure étant totalement dépourvue de stomates. Les cellules épidermiques de cette face sont devenues plus résistantes; leurs parois extérieures sont plus fortement cutinisées, et leurs faces latérales portent des sinuosités en forme de dents qui engrènent avec celles des cellules voisines. Il est à remarquer que les feuilles de cette catégorie appartiennent à des Graminées précieuses par leur résistance

aux températures élevées et aux fortes sécheresses du sol.

4°. — Dans les feuilles des Graminées, l'épiderme peut se modifier profondément : Les *cellules de la face supérieure*, comprises ordinairement entre deux nervures consécutives, prennent parfois des dimensions en profondeur et en largeur très grandes pendant que leurs parois s'amincissent. Elles ont changé de fonctions, elles sont devenues *motrices*.

Le tissu moteur des feuilles présente trois dispositions principales en rapport avec les trois principaux mouvements du limbe.

Le rôle des tissus moteurs consiste à mettre la feuille à l'abri d'une transpiration trop rapide, et, par suite, à permettre à la plante de croître dans des régions où toute végétation est rendue impossible aux Graminées qui ne possèdent pas cet appareil moteur foliaire.

B. — *Parenchyme.*

5°. — Le parenchyme vert est compris entre les nervures et l'épiderme. Les cellules qui le constituent affectent deux formes particulières suivant qu'elles sont au contact ou en dehors des nervures. Ces dernières sont presque isodiamétriques et à section polygonale. Les premières, au contraire, qui sont autour des nervures, se distinguent par leur forme et leurs dimensions. En section longitudinale, elles sont de trois à cinq fois plus longues que larges ; en section transversale, elles possèdent des dimensions radiales plus grandes, de telle sorte qu'elles ressemblent à des cellules palissadiques formant une auréole autour du faisceau libéroligneux sur lequel elles sont implantées normalement. Elles sont reconnaissables à leurs formes ; leurs parois tournées vers l'extérieur sont toujours convexes (Pl. XII, fig. 16 et 17).

Ces cellules particulières, disposées en couronne autour du faisceau, forment la *gaine verte*. Elles conservent toujours leur rôle de tissu assimilateur dans les nervures de

4e et 3e, et parfois de 2e ordre. Elles perdent la chlorophylle avec l'âge dans celles de 1er et aussi de 2e ordre ; elles constituent alors un tissu conducteur ou de réserve pour l'eau. Dans certains cas, elles peuvent servir de tissu de soutien, quand leurs élements se lignifient.

6°. — Dans les feuilles manquant de stomates à la face inférieure, la gaine est incomplète : elle n'est située que du côté de la face supérieure, celle qui seule transpire [*Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa* (Pl. XII, fig. 16)]. Dans cette catégorie de feuilles, la substance verte disparaît de très bonne heure, et les parois se sclérifient rapidement.

Il existe un rapport très étroit entre les fonctions de cette gaine dans les Graminées et le pouvoir transpiratoire de la feuille : plus ce dernier est grand, comme dans les Graminées aquatiques, plus cette gaine est développée [*Phragmites communis* (fig. 23), *Catabrosa aquatica*, *Glyceria fluitans*].

7°. — La disposition du parenchyme assimilateur affecte deux formes différentes : l'une dans laquelle les cellules vertes sont réparties à peu près uniformément; l'autre dans laquelle le parenchyme vert forme uniquement, autour des nervures, deux enveloppes concentriques différentes.

La plus extérieure de ces enveloppes est constituée par des cellules palissadiques très longues et très étroites ; la plus interne est au contraire formée de cellules de dimensions très grandes [*Cynodon dactylon* (fig. 15), *Eragrostis pilosa* (fig. 19)].

8°. — Le contenu est également différent pour ces deux sortes de cellules : celles de l'enveloppe externe renferment la substance chlorophyllienne ordinaire. Mais celles de l'enveloppe interne sont caractérisées par d'*énormes chloroleucites*, en forme de massue, tranchant par une couleur bleuâtre très marquée sur la couleur verte des éléments précédents.

Ces chloroleucites, de forme et de dimensions extraordinaires, sont presque toujours associés à des cristaux d'oxalate de chaux simples, tronqués ou maclés.

9°. — La présence de cette dernière gaine, avec tous ses caractères spéciaux, constitue, à mon avis, un caractère histotaxique suffisant pour diviser la famille des Graminées en deux catégories renfermant des plantes bien différentes par leurs propriétés et leur structure.

C. — *Nervures.*

Les nervures des feuilles des Graminées sont d'importances différentes : on en distingue ordinairement quatre sortes correspondant à quatre ordres de nervures.

10°. — Chaque nervure comprend un faisceau libéroligneux (1). Les nervures de 1er et de 2e ordre possèdent toujours des vaisseaux ; celles de 3e en manquent assez souvent, et dans celles de 4e ordre on ne trouve guère, en fait de *bois*, que du parenchyme ligneux. Le liber ne fait jamais défaut.

11°. — Les nervures des feuilles paraissent parallèles sans communication apparente : mais elles communiquent toutes par d'autres nervures transversales de 3e ou de 4e ordre.

12°. — Chaque nervure est entourée d'une gaine endodermique scléreuse enveloppant complètement le faisceau libéroligneux.

13°. — Dans les feuilles des Graminées du 5e groupe, cette gaine protectrice fait généralement défaut dans les nervures de 3e et de 4e ordre, et même dans celles de 2e et de 1er ordre (*Setaria viridis*, *Andropogon Ischœmum*, *Digitaria sanguinalis*, etc.) ; elle est alors remplacée par la gaine verte, dont les parois peuvent se lignifier assez fortement.

D. — *Tissu de soutien.*

On trouve dans les feuilles des Graminées deux sortes de tissu de soutien, au point de vue anatomique : tantôt, il est

(1) Il est fait exception pour les nervures médianes de certaines feuilles (*Zea maïs*, *Sorghum*, etc.), qui en ont un plus grand nombre.

constitué par de longues fibres ligneuses, à section vaguement arrondie, et à parois épaisses; tantôt il est formé de cellules courtes, à parois lignifiées, mais relativement peu épaisses, ayant une section franchement polygonale.

14°. — Les fibres sont associées en bandes ou faisceaux élastiques et très résistants situés au pôle inférieur des faisceaux libéroligneux, du côté du liber. Elles accompagnent ces derniers depuis la base jusqu'au sommet de la feuille, et, en dehors de leur rôle protecteur, elles donnent à la feuille la rigidité nécessaire pour se maintenir dans l'atmosphère et accomplir ses fonctions. L'importance de ces bandes fibreuses est variable selon les espèces, mais est très grande en général dans les nervures de 1er et de 2e ordre (*Avena pratensis*, *Ampelodesmos tenax*, *Festuca gigantea*, etc.).

15°. — Les éléments de soutien de la deuxième catégorie accompagnent les faisceaux à la partie supérieure sous forme également de bandes s'étendant d'une extrémité à l'autre du limbe foliaire.

16°. — Les bandes de soutien peuvent rejoindre la gaine scléreuse et faire corps avec elle, ou bien rester localisées contre l'épiderme sous forme également de faisceaux de moindre importance.

17°. — Dans certains cas même, les fibres constituent, sous l'épiderme de la face inférieure de la feuille, un revêtement complet d'une épaisseur parfois considérable (*Psamma arenaria*, *Festuca duriuscula*, etc.). Ce revêtement peut comprendre deux à cinq assises de fibres dans les Graminées de France vivant dans des régions chaudes ou sur des terrains arides.

Outre leur rôle protecteur, ces fibres constituent un tissu de réserve pour l'eau, et, par suite, elles peuvent contribuer à retarder ou même empêcher la dessiccation de la feuille.

EXPLICATION DES PLANCHES

NOTATION COMMUNE A TOUTES LES FIGURES.

ép. s., épiderme supérieur.
ép. i., — inférieur.
c. ép., cellules épidermiques.
c. m., — motrices.
g. sc., gaine scléreuse.
g. v., — verte.
p. v., parenchyme vert.
f., fibre.
t. s., tissu de soutien.
g. l., gaine libérienne.
chl., chloroleucites.
po. c., poil crochu.
po. i., poil invaginé.

Le nombre entre parenthèses indique le grossissement linéaire.

PLANCHE XI (300).

Fig. 1. — *Arrhenatherum elatius* (*avenaceum*). Début de la formation des cellules motrices. Section transversale du limbe.

Fig. 2. — *Arrhenatherum avenaceum*. Cellules motrices, prises sur la même plante, complètement formées.

Fig. 3. — *Anthoxanthum odoratum*. Section transversale d'une bande motrice représentant un nombre pair d'éléments moteurs bien formés, dans lesquels les deux médians sont d'égales dimensions.

Fig. 4. — *Agrostis canina*. Cellules motrices réduites à trois, en section transversale ; c'est le cas normal. La cellule médiane est plus grande que les deux autres. De chaque côté se trouve une cellule épidermique, et au-dessous le parenchyme vert.

Fig. 5. — *Gaudinia fragilis*. Section transversale de la feuille passant par une bande motrice, située au fond d'une sinuosité. On se rend compte de la forme et des dimensions des cellules motrices par rapport à celles de l'épiderme et du tissu sous-jacent.

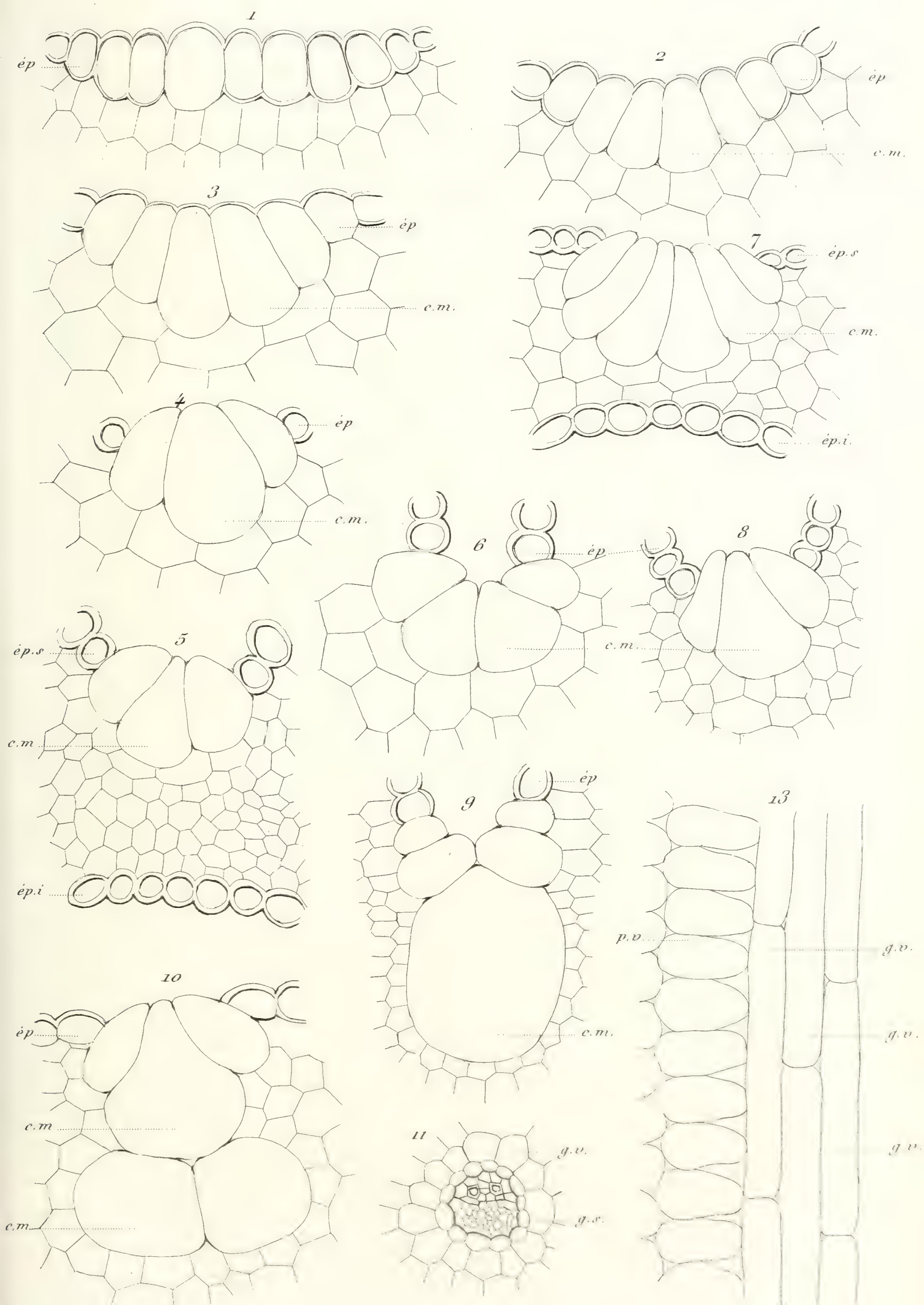
Fig. 6. — *Festuca duriuscula*. Une des bandes motrices situées d'un côté de la nervure médiane, en section. On remarque ici le nombre 4, en raison de l'effort plus grand pour replier la feuille.

Fig. 7. — *Sesleria cœrulea*. Une bande motrice de cette feuille placée dans les mêmes conditions. Le nombre de cellules motrices est encore plus grand, 6, parce que le limbe est aussi plus large, et que l'effort doit être plus considérable.

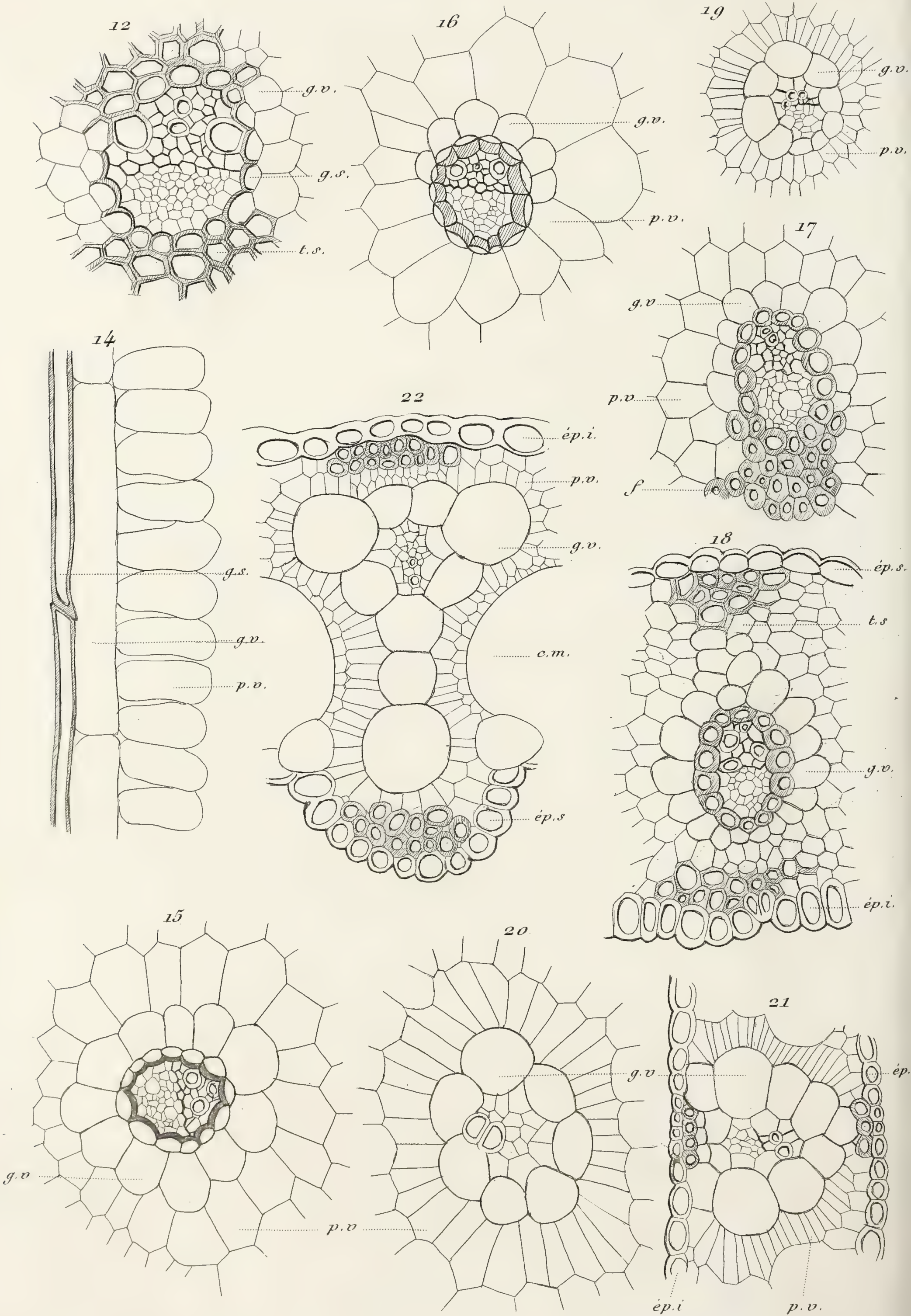
Fig. 8. — *Brachypodium pinnatum*. Une des formes de la bande motrice, dans le cas d'un effort assez grand. Les cellules motrices, relativement grandes, font une forte saillie dans la sinuosité.

Fig. 9. — *Sporolobus tenacissimus*. Section transversale d'une bande motrice de cette feuille. On voit les dimensions exagérées que prend dans cet exemple la cellule médiane.

Fig. 10. — *Arundo Donax* (150). Section transversale d'une des bandes motrices de cette feuille, dans laquelle les cellules motrices sont disposées sur deux rangées superposées.



Pée-Laby del. Himely sc.



Pée-Laby del. Himely sc.

Fig. 11. — *Bromus erectus*. Nervure de 3e ordre, dans laquelle la gaine verte (*g. v.*) entoure complètement le faisceau libéroligneux, enveloppé lui-même par la gaine scléreuse (*g. s.*).

PLANCHE XII (300).

Fig. 12. — *Bromus erectus*. Nervure de 2e ordre de la même feuille dans laquelle la gaine verte (*g. v.*) est interrompue aux deux pôles, et transformée en cellules ligneuses qui se confondent avec le tissu de soutien (*t. s.*).

Fig. 13. *Avena pratensis*. Section longitudinale passant sur les bords d'une nervure de 3e ordre, montrant les cellules de la gaine verte (*g. v.*) en contact avec le parenchyme vert ordinaire (*p. v.*).

Fig. 14. — *Avena pratensis*. Section longitudinale et médiane d'une nervure de 2e ordre. On voit les rapports de la gaine verte (*g. v.*) avec le parenchyme vert (*p. v.*) d'une part, et la gaine scléreuse (*g. s.*) de l'autre. Deux éléments de la gaine scléreuse sont représentés bout à bout.

Fig. 15. — *Cynosurus cristatus*. Nervure de 2e ordre dans laquelle la gaine verte se différencie nettement par la forme et les dimensions de ses éléments (*g. v.*), perdant de bonne heure leur contenu et lignifiant aussi leurs parois.

Fig. 16. — *Deschampsia flexuosa*. Nervure montrant la disposition de la gaine verte dans les feuilles privées de stomates à la face inférieure. Ici, la gaine (*g. v.*) est incomplète et tournée vers la partie supérieure, la face transpiratoire de la feuille.

Fig. 17. — *Ampelodesmos tenax*. Dans cette nervure, la gaine verte (*g. v.*) prend une disposition analogue à celle de la précédente comme appartenant d'ailleurs au même groupe. Les parois deviennent plus épaisses et les éléments viennent se raccorder au tissu de soutien de la face inférieure.

Fig. 18. — *Molinia cœrulea*. Section transversale du limbe montrant la position de la nervure par rapport aux deux faces et aux tissus environnants. La gaine verte (*g. v.*) est complète, possède des parois lignifiées ; elle est rattachée au tissu de soutien de la face supérieure par des éléments de même nature (*t. s.*).

Fig. 19. *Eragrostis pilosa*. Nervure inférieure. La gaine verte (*g. v.*) se reconnaît à la forme et à la dimension de ses éléments. La gaine scléreuse fait défaut et semble remplacée par une couronne de cellules interposées entre le faisceau ligneux et la gaine verte.

Le parenchyme vert de cette plante est représenté par des cellules palissadiques bien marquées.

Fig. 20. — *Sorghum halepense*. Dans cette nervure, les vaisseaux du bois sont directement au contact de la gaine verte, sans interposition de gaine scléreuse. Le liber semble au contraire séparé du même organe par une couronne de cellules à parois légèrement lignifiées.

Fig. 21. — *Cynodon dactylon*. Section transversale d'une nervure de 3e ordre. Un des deux vaisseaux est encore au contact de la gaine verte, dont le caractère général, dans cette plante, est de posséder une cellule au pôle supérieur, toujours lignifiée, et deux ou trois au pôle inférieur. Elles semblent rattacher la gaine aux deux faisceaux de soutien (*t. s.*).

Fig. 22. — *Sporolobus tenacissimus*. Section transversale d'une nervure de 3e ordre, montrant la forme bizarre de la gaine verte (*g. v.*), ainsi que les dimensions énormes de ses éléments. On voit deux moitiés des cellules motrices situées de chaque côté.

PLANCHE XIII.

Fig. 23. — *Phragmites communis* (300). Nervure dans laquelle la gaine verte (*g. v.*) est très développée. La gaine scléreuse (*g. s.*) est complète et bien marquée. Elle est doublée d'une deuxième, à éléments plus petits et bien distincts, qui entoure seulement le liber (*g. l.*). C'est la gaine scléreuse libérienne assez fréquente dans les nervures de cette catégorie.

Fig. 24. — *Cynodon dactylon* (600). Deux cellules de la gaine verte de cette feuille, à un fort grossissement, montrant la forme, la position et les dimensions des chloroleucites, lorsque la feuille est jeune et fraîche. On voit aussi quelques cristaux d'oxalate de chaux, simples, nageant dans le liquide cellulaire.

Fig. 25. — *Panicum miliaceum* (300). Deux cellules de la gaine verte de cette feuille conservée dans l'alcool à 95°. Le protoplasma contracté englobe un certain nombre de cristaux simples ou tronqués, ou maclés, de très grandes dimensions.

Fig. 26. — *Andropogon Ischœmum* (300). Les chloroleucites sont ici plus petits, mais ils sont plus nombreux : ils ont conservé la même forme.

Fig. 27. — *Sorghum halepense* (300). Les chloroleucites sont encore plus petits et plus nombreux. Les cristaux sont remarquables par la diversité de leurs formes.

Fig. 28. — *Poa trivialis* (140). Fragment d'épiderme de la face inférieure montrant la forme normale des cellules.

Fig. 29. — *Poa trivialis* (140). Portion d'épiderme de la face supérieure de la même feuille montrant, par comparaison avec la précédente, la forme des cellules. Les unes et les autres ont des parois rectilignes.

Fig. 30. — *Avena montana* (140). Cellules épidermiques de la face supérieure dans lesquelles les parois sont légèrement sinueuses. Les cellules se raccordent à leurs extrémités par l'intermédiaire de deux sortes de poils. Tantôt par un poil crochu ordinaire (*p. c.*), tantôt par un poil invaginé (*p. i.*).

Fig. 31. — *Brachypodium pinnatum* (140). Partie d'épiderme montrant les cellules très finement sinuées. Entre deux extrémités de cellules se trouvent deux poils : l'un ordinaire crochu, l'autre invaginé réniforme (*p. i.*).

Fig. 32. — *Avena pratensis* (600). Partie d'épiderme à un très fort grossissement pour montrer la façon dont sont soudées entre elles les cellules, et les poils. On voit : 1° deux poils invaginés réniformes; 2° la ligne de soudure des cellules avec les cellules latérales finement sinueuse ; 3° le bourrelet, d'épaisseur variable, accompagnant la ligne secondaire.

Fig. 33. — *Avena pratensis* (140). Section longitudinale de l'épiderme inférieur passant par deux poils, pour montrer leurs formes et leurs rapports avec les éléments voisins.

Fig. 34. — *Festuca elatior* (140). Section longitudinale de l'épiderme passant par un seul poil invaginé, montrant la position normale de ces sortes d'organes.

Fig. 35. — *Nardurus tenellus* (140). Même section pour montrer que la position et la forme restent les mêmes, quand bien même la plante serait annuelle.

Fig. 36. — *Lasiagrostis calamagrostis* (140). Section longitudinale passant par deux poils montrant que l'un des deux peut seul être invaginé.

23

p. v

g. v.

g. s.

g. l

24

chl.

27

chl.

25

g. v.

26

p. v.

chl.

chl.

32

29

28

30

c. ép.

c. ép

p. c.

p. i

p. i

p. i.

33

34

ép

p. i

p. i

35

p. i

36

p. i

31

p. c

p. i

Pée-Laby del.

Himely sc.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.

